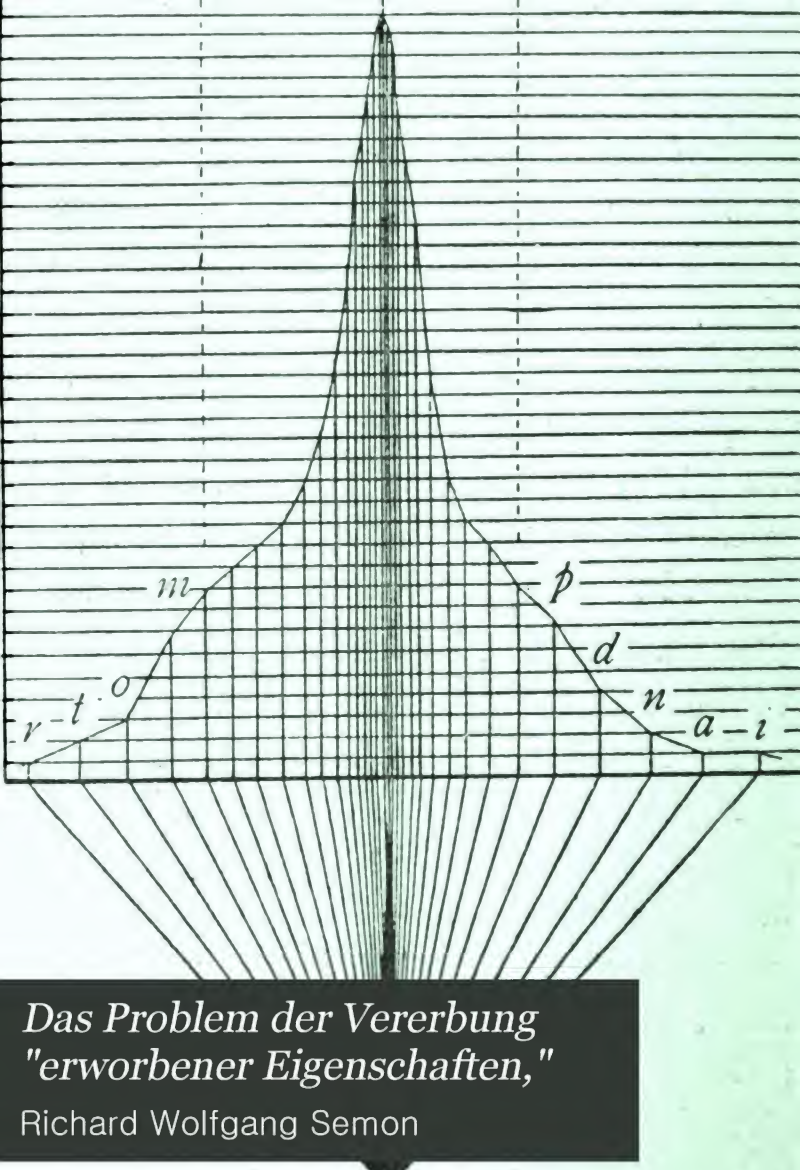
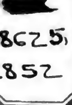


Das Problem der Vererbung "erworbener Eigenschaften,"

Richard Wolfgang Semon


8625.
852




Dei
Sub Numine
Viget



Das Problem

der

Vererbung „erworbener Eigenschaften“

Von demselben Verfasser:

Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. 3. stark umgearbeitete Auflage, Leipzig 1911. 8°. Geh. 10 M.; in Leinen geb. 11,25 M.

Die Mnemischen Empfindungen in ihren Beziehungen zu den Originalempfindungen. Erste Fortsetzung der Mneme. Leipzig 1909. 8°. Geh. 9 M.; in Leinen geb. 10 M.

Im australischen Busch und an den Küsten des Korallenmeeres. — Reiseerlebnisse und Beobachtungen eines Naturforschers in Australien, Neu-Guinea und den Molukken. 2. verbesserte Auflage, Leipzig 1903. Mit 86 Abbildungen und 4 Karten. gr. 8°. Geh. 15 M.; in Leinen geb. 16,50 M.

DAS PROBLEM

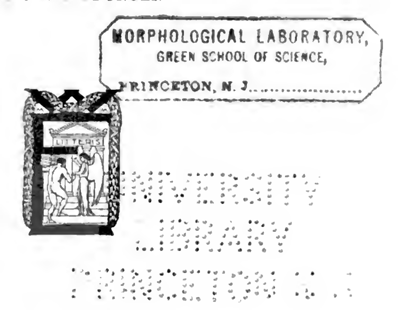
DER

VERERBUNG „ERWORBENER EIGENSCHAFTEN“

VON

RICHARD SEMON

MIT 6 ABBILDUNGEN



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1912

Druck von A. Hopfer in Burg b. M.

Vorwort.

Das vorliegende Werk ist entstanden aus einer zusammenfassenden Übersicht über den „Stand der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften" in Fortschr. d. naturwissensch. Forschung, 2. Bd. 1911 sowie einem kleineren Aufsatz über „die somatogene Vererbung im Lichte der Bastard- und Variationsforschung" im Festband für Gregor Mendel der Verhandl. d. naturforsch. Vereins in Brünn, 1911. Einen großen Teil dieser beiden Schriften habe ich herübergenommen, dabei aber manches verändert, und außerdem sowohl die Darstellung des Tatsachenmaterials als auch die theoretische Durcharbeitung bedeutend ergänzt und erweitert. Eine extensiv wie intensiv möglichst erschöpfende Behandlung erwies sich als ein unbedingtes Erfordernis, sollte in der Bewältigung dieses seit vielen Jahrzehnten widerspruchsvoll beurteilten und heute heißer denn je umstrittenen Problems ein Fortschritt erzielt werden. Wird man doch, wenn man bloß gewisse Teile des Tatsachenmaterials berücksichtigt, mit Notwendigkeit zu einer einfachen Bejahung, wenn wiederum bloß andere, zu einer ebenso glatten Verneinung der Frage gedrängt. Nur wenn man sich mit sämtlichen Zeugnissen in allen ihren Einzelheiten genau bekannt macht, und dann, den nötigen Abstand nehmend, das Ganze überblickt, treten die wahren Proportionen zutage und die Widersprüche lösen sich. Aus diesem Grunde konnte ich dem Leser eine eingehende Darstellung des Materials und eine nähere Prüfung desselben von den verschiedensten Gesichtspunkten aus nicht ersparen. Die Zusammenfassung dieser Prüfung im 12. Kapitel wird, wie ich hoffe, den Überblick zurückgeben und aus den Einzelheiten das Ganze wiederaufbauen. Das Schlußkapitel endlich ist bestimmt, in großen Zügen die Beziehungen unserer Frage zu den Grundproblemen der Vererbungs- und Deszendenzlehre darzulegen.

München, Mai 1912.

Richard Semon.

Inhalt.

Erstes Kapitel.

Einleitung.

Solange man die Konstanz der Arten als wissenschaftlichen Glaubenssatz hinnahm und die gemeinsame Abstammung der Lebewesen leugnete, hatte die Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften keine Bedeutung; sie war von vornherein im negativen Sinne entschieden. Derselbe bewunderungswürdige Denker, der zuerst den Deszendenzgedanken klar erfaßte und seine wesentlichen Konsequenzen überschaute, Jean Lamarck, hat auch zuerst zu dieser Frage in bestimmter Weise Stellung genommen. Seine diesbezügliche Meinung, die eine Grundlage seiner deszendenztheoretischen Anschauungen bildet, findet unter anderem durch folgenden Ausspruch in seiner Histoire naturelle des animaux sans vertèbres 1805 (2. Aufl., 1835, S. 152) ihren charakteristischen Ausdruck: „Alles, was in der Organisation der Individuen im Verlaufe ihres Lebens erworben, angelegt oder verändert wird, erhält sich durch Fortpflanzung und wird auf die Nachkommen übertragen.“ Eine gewisse Einschränkung macht Lamarck nur insofern, als er annimmt, daß die erworbenen Veränderungen bei geschlechtlicher Fortpflanzung nur dann vererbt werden, wenn sie beiden Eltern gemeinsam zukommen. Indem nun Lamarck weiterhin die Einflüsse der Außenwelt, die er als „modifizierende Ursachen“ bezeichnet, sowie die Bedeutung der Funktionswirkungen, des Gebrauchs und Nichtgebrauchs der Organe klar erkannte, hatte er zwei der Hauptfaktoren ermittelt, die bei der Bildung neuer Arten tätig sind: erstens den umbildenden Faktor der äußeren Reize, sowie der funktionellen Erregungen, zweitens das konservierende Prinzip der Vererbung.

Unerklärt blieb aber noch der eigentümliche Zustand vollkommener oder doch sehr weitgehender Anpassung, in dem sich uns alle Lebewesen in Hinsicht auf die mit ihnen in irgendwelche regelmäßige Beziehung tretende Umwelt darstellen.

Lamarck befand sich nun noch nicht im Besitz des eigentlichen Schlüssels zu dieser Anpassung, des erst viel später von Darwin entdeckten Prinzips der natürlichen Zuchtwahl, dem jeder Organismus passiv unterliegt, und so verfiel er auf den Ausweg, in allen Anpassungen das Werk der aktiven Betätigung des Organismus zu erblicken. Dieser Ausweg führt aber in den überaus zahlreichen Fällen, in denen es sich um das handelt, was man jetzt „passive“ Anpassung nennt, in offensichtlicher Weise nicht zum Ziele, und so enthielt Lamarcks Beweisführung eine klaffende Lücke, deren Überbrückung durch so vage Umschreibungen, wie Trieb oder Bedürfnis sich anzupassen, der weiteren naturwissenschaftlichen Analyse keine gangbaren Wege eröffnete und das Ausbleiben einer rechten Wirkung der Gedankenarbeit Lamarcks bei seinen Zeitgenossen einigermaßen erklärlich erscheinen läßt.

Als 50 Jahre später dann jene Lücke durch Darwin ausgefüllt wurde, blieb der durchschlagende Erfolg nicht aus. Darwin fügte zum umbildenden Faktor der äußeren und inneren Reizwirkungen und zum konservierenden der Vererbung, die beide zusammen ein vom Zweckmäßigkeitsstandpunkt aus indifferentes Material liefern, als dritten Faktor den der natürlichen Zuchtwahl hinzu, der aus jenem sich dabei passiv verhaltenden Material das ungeeignete ausmerzt und dadurch das herausmodelliert, was wir als Anpassung bezeichnen. Auf diesen von Darwin erkannten und deszendenztheoretisch verwandten Faktor gehen wir natürlich nicht weiter ein; wir heben nur hervor, daß hier, in der Erklärung der eigentlichen Anpassung, die wesentliche Differenz zwischen Darwin und Lamarck liegt. Dabei hat Darwin selbst im Gegensatz zu einigen seiner Nachfolger sich von einer einseitigen Überschätzung der natürlichen Zuchtwahl freigehalten und hat, was uns hier besonders interessiert, an der Vererbbarkeit von Reizwirkungen verschiedener Art sowie der Vererbung der Wirkung des Gebrauchs und Nichtgebrauchs der Organe nie gezweifelt. Dafür legen viele Stellen seiner grundlegenden Werke (1842, 1844, 1859) Zeugnis ab; besonders klar und eindeutig ergibt sich das aus dem Abschnitt über Variabilität und Vererbung in dem Kapitel über die provisorische Hypothese der Pangenesis seines „Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation“, 1868 (2. deutsche Aufl., 1873, S. 420, 421).

Es ist deshalb unzulässig, das Prinzip der Vererbung von Reizwirkungen (Vererbung von „erworbenen Eigenschaften“) unter dem Namen Lamarck'sches Prinzip oder Lamarckismus in

Gegensatz zu bringen zum Zuchtwahlprinzip unter dem Namen DARWIN'sches **Prinzip** oder **Darwinismus**. Denn DARWIN selbst nahm jenes fälschlich so genannte LAMARCK'sche Prinzip an und war also, wie schon von ROMANES (1892—1897), GIARD (1898), DELAGE (1903, 1911) und anderen hervorgehoben worden ist, in dieser Beziehung selber Lamarckist. Der eigentliche Gegensatz zwischen DARWIN und LAMARCK liegt, wie wir bereits gesehen haben, ganz wo anders: in der Erklärung des Zustandekommens der **Anpassungen**. Will man also schon durchaus mit jenen unglückseligen „ismen" operieren, so bezeichne man den Gedanken, die Anpassung auf die durch das „Bedürfnis" geweckte Aktivität des Organismus zurückzuführen, als Lamarckismus, die Zuchtwahllehre dagegen, die einen großen Teil aller sogenannten Anpassungen und sämtliche passiven Anpassungen auf den eigentümlichen Ausleseprozeß zurückführt, als Darwinismus. Weit besser aber wäre es, man verzichtete bei wissenschaftlichen Auseinandersetzungen ganz auf diese vieldeutigen Schlagworte, die bereits viel Verwirrung angerichtet haben und bediente sich einer Ausdrucksweise, die die Begriffe eindeutig kennzeichnet.

LAMARCK sowohl wie DARWIN nahmen die Vererbbarkeit von Reizwirkungen verschiedener Art, die Vererbung der Wirkung des Gebrauchs und Nichtgebrauchs der Organe als unzweifelhaft gegeben an und unterscheiden sich nur darin, daß der erstere diesem Prinzip eine lediglich unmittelbare, der andere ihm eine vorwiegend mittelbare Bedeutung für die Bildung neuer Arten zuschreibt. Einer näheren kritischen Prüfung hat es aber keiner von beiden unterzogen, obwohl DARWIN wiederholt auf die Notwendigkeit hingewiesen hat, besonders den Zusammenhang zwischen der Wirkung äußerer Reize und der durch sie bedingten Variabilität experimentell zu analysieren[1]).

Während der großen Bewegung, die sich an das Erscheinen der „Entstehung der Arten" anschloß, machte die wissenschaftliche Durcharbeitung gerade der hierhergehörigen Probleme keine Fortschritte, ja es erfolgten sogar insofern bedenkliche Rückschritte, als allerlei anekdotisches Material, aus dem sich eine Vererbung von Verstümmelungen ergeben sollte, Eingang in die wissenschaftliche Literatur fand und ziemlich allgemein für bare Münze ge-

[1]) Vgl. z. B. den Brief von CHARLES DARWIN an die Redaktion der Zeitschrift „Kosmos", 1. Bd. dieser Zeitschrift, Leipzig 1877, S. 173. Vgl. ferner in Leben und Briefe CHARLES DARWINS, Stuttgart 1887, 3. Bd., S. 330—333, den Brief an J. H. GILBERT und ganz besonders den an K. SEMPER vom 19. Juli 1881.

nommen wurde. Ein Wendepunkt in dieser Sachlage trat erst ein, als WEISMANN Anfang der achtziger Jahre[1]) die ganze Frage einer kritischen Untersuchung unterzog und diese Behandlung in einer großen Reihe von Abhandlungen, die bis in die Gegenwart (1909) reichen, fortsetzte. Er war der erste, der das Problem mit der nötigen Schärfe formulierte und auch die experimentelle Untersuchung der Frage nach der Vererbung von Verstümmelungen inaugurierte.

Das Verdienst, das er sich durch alles dies erworben hat, ist ein sehr bedeutendes und wird neben den anderen Verdiensten dieses großen Forschers bleibend in der Geschichte der Biologie anerkannt werden. Das bedeutet aber noch nicht, daß die Endergebnisse, zu denen er gelangt ist, in der Biologie eine bleibende Geltung behalten werden. Bei näherer Prüfung stellt sich nämlich heraus, daß seine Kritik von Hause aus keineswegs auf einer unabhängig auf sich selbst gestellten Betrachtung der Tatsachen beruhte, sondern daß sie als Dienerin einer ganz bestimmten theoretischen Voraussetzung auftrat, die ihr in der von ihm gewählten Fassung eine gebundene Marschroute vorschrieb. Der Ausgangspunkt WEISMANNS war nämlich eine für ihn bereits feststehende Theorie der Vererbung, deren Grundgedanke der ist (1886, 1892 A, S. 19), „daß die Vererbung darauf beruht, daß von der wirksamen Substanz des Keimes, dem Keimplasma, stets ein Minimum unverändert bleibt, wenn sich der Keim zum Organismus entwickelt, und daß dieser Rest des Keimplasmas dazu dient, die Grundlagen der Keimzellen des neuen Organismus zu bilden. Daraus folgt nun: die Nichtvererbbarkeit erworbener Charaktere".

Hier wird also, wie wir sehen, eine ganz bestimmte Antwort auf die uns beschäftigende Frage bereits in Gestalt einer theoretischen Folgerung gegeben, und so ist dieser Forscher von vornherein zu einem grundsätzlich ablehnenden Standpunkt allen den Tatsachen gegenüber genötigt, die etwa dafür sprechen könnten, daß die Schicksale des übrigen Organismus nicht spurlos an seinen Keimzellen vorübergehen.

---

[1]) Die erste hierauf bezügliche Publikation WEISMANNS ist der aus dem Jahre 1883 stammende Vortrag: Über die Vererbung. In demselben Jahre äußerte übrigens auch PFLÜGER in seiner berühmten Abhandlung über den Einfluß der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen seine Zweifel an der Bündigkeit der Beweise für eine Vererbung erworbener Eigenschaften. Schon vorher hatte HIS (Unsere Körperform, Leipzig 1874) sich in bestimmter Weise dahin ausgesprochen, daß im individuellen Leben erworbene Eigenschaften sich nicht vererben

Die sich hieraus ergebenden Einseitigkeiten der Weismann'schen Kritik habe ich in einer früheren Schrift (1907 A) bei voller Würdigung seiner sehr bedeutenden Verdienste in dieser Frage richtigzustellen versucht. Ich kann es mir deshalb um so mehr versagen, den individuellen Zügen seiner Argumentationen hier noch einmal nachzugehen, als seitdem eine große Anzahl von neuen Tatsachen durch die experimentelle Arbeit der letzten 15 Jahre ans Licht gezogen worden ist und zusammen mit dem Nachweis, daß von einer „Allmacht der Zuchtwahl" im Weismann'schen Sinne keine Rede sein kann, die Grundlage des von diesem Forscher errichteten Gedankengebäudes erschüttert hat.

Wenn trotzdem ein großer Teil, vielleicht die Mehrzahl der heutigen Biologen unsere Frage für unentschieden oder gar für im negativen Sinne entschieden hält, so liegt dies einmal daran, daß Vielen die ganze Fülle des weit zerstreuten und noch niemals einigermaßen vollständig zusammengestellten Tatsachenmaterials nicht genauer bekannt geworden ist. Von besonderem Einfluß aber auf diese momentane Stimmung ist der weit verbreitete obwohl ganz unbegründete Glaube, das Zeugnis der „reinen Linien" und das ganze Erfahrungsmaterial über alternative Vererbung widerlege die Annahme einer somatogenen Vererbung. Eine nähere Begründung dieser ohne eine solche ja nur vagen Behauptung ist bisher von niemandem gegeben worden, und eine Prüfung, die ich in meinem Beitrag zum Festband für Mendel (1911 B) vorgenommen habe, hat zu einem ganz anderen Ergebnis geführt. Eine Wiedergabe und Weiterführung dieser Prüfung findet sich im 10. und 11. Kapitel der vorliegenden Schrift.

Zweites Kapitel.

Formulierung der Frage.

Im Titel der vorliegenden Abhandlung habe ich unser Thema als das Problem der Vererbung „erworbener Eigenschaften" bezeichnet. Diese landläufige Bezeichnung genügt nun wohl zur ungefähren Orientierung, gibt aber, wie vielfache Erfahrungen gezeigt haben, das Problem nicht in der erforderlichen Schärfe wieder und hat infolgedessen schon zahlreiche Mißverständnisse verschuldet, die sowohl aus der Möglichkeit einer verschiedenen Auffassung des Begriffs „Vererbung", als auch des Begriffs „erworbene Eigenschaften" hervorgegangen sind. Beide Begriffe können nämlich in einem weiteren und in einem engeren Sinne verstanden werden; das eigentliche biologische Problem aber kommt nur dann zum richtigen Ausdruck, wenn man die Begriffe im engeren Sinne gebraucht.

Dem Wortlaute nach könnte man behaupten, die Tatsache, daß es eine angeborene Syphilis gibt, sei ein Beweis für die Vererbung einer erworbenen Eigenschaft, denn der krankhafte Zustand sei von der Mutter erworben und eine Eigenschaft ihrer Konstitution geworden und werde von ihr auf das Kind wie andere Eigentümlichkeiten ihrer Konstitution vererbt. Hierauf wird man mit Recht erwidern, die Infektion des Keimes durch die Mutter, die hier vorliegt und sich prinzipiell nicht von der Infektion eines selbständigen Individuums durch ein anderes unterscheidet, sei ein durchaus anderer physiologischer Prozeß als der, der bei dem uns beschäftigenden biologischen Problem gemeint ist und zur Diskussion steht. Dann soll man aber auch eine Fassung wählen, die ein solches Zusammenwerfen nicht zusammengehöriger Dinge ausschließt. Dies Ziel läßt sich erreichen, wenn man den äußerst dehnbaren Begriff „erworbene Eigenschaft" durch einen passenderen ersetzt.

Ein Mißverständnisse viel besser ausschließender Begriff tritt uns ganz ungesucht dann entgegen, wenn wir unseren Stand-

punkt nur ein wenig verändern und nicht die betreffende Eigenschaft, wie sie sich uns fertig als diese oder jene strukturelle oder dynamische Eigentümlichkeit präsentiert, ins Auge fassen, sondern wenn wir auf ihre Entstehung, ihre Wurzel zurückgehen, auf das, was ihren Erwerb seitens der Mutter oder des Vaters bedingt hat.

Von diesem Standpunkt aus kann man sämtliche hier in Betracht kommende erworbene Eigenschaften als Reiz- bzw. Erregungswirkungen bezeichnen. Dadurch engt man andrerseits den Begriff „erworbene Eigenschaft“ in einer für das in Frage stehende Problem angemessenen Weise ein. Eine Infektionskrankheit, die die Mutter durch Mitgabe eines Mikroorganismus auf das Kind überträgt, fällt dann nicht mehr in den Bereich unserer Frage, ebensowenig die Mitgabe eines indifferenten Stoffes, etwa eines Farbstoffes, der von der Mutter aufgenommen und in ihren Geweben aufgespeichert, in den Nahrungsdotter des Keimes übertragen wird und später vielleicht eine ähnliche ungewöhnliche Färbung gewisser Gewebe beim Kinde bedingt, wie die Mutter sie erworben hatte. In dem Ausschluß solcher für unser eigentliches Problem gegenstandsloser Fälle ist ein entscheidender Vorzug unserer Formulierung zu erblicken.

Denn die „Eigenschaften“, mit denen wir uns hier zu beschäftigen haben, sind im Grunde nur solche, durch die sich eine besondere Beschaffenheit der reizbaren Substanz zu erkennen gibt. Bei den Eltern ist der „Erwerb“ einer hierhergehörigen „Eigenschaft“ nichts anders als die Reaktion der reizbaren Substanz auf bestimmte Reize. Nun wird auch von den Anhängern der Lehre von der Vererbung erworbener Eigenschaften natürlich nicht die Übermittlung der Eigenschaft als solcher, sondern nur die veränderte Disposition behauptet, die betreffende Eigenschaft oder Reaktion zur gegebenen Zeit oder am gegebenen Ort spontan zu entwickeln. Das Wesentliche ist also sowohl bei Eltern wie bei Kindern die veränderte Reaktionsfähigkeit der reizbaren Substanz. Die „Eigenschaft“ ist nur ein äußeres Kenn- und Merkzeichen, ein Signal, durch welches sich uns die primäre Reizwirkung, die Erregung der reizbaren Substanz manifestiert. Das Ausbleiben dieses Merkzeichens, als welches sich uns in diesem Zusammenhange die „Eigenschaft“ darstellt, ist durchaus nicht immer ein sicheres Zeugnis für das Ausbleiben einer Reizwirkung überhaupt, und umgekehrt beweist das Vorhandensein eines solchen Signals zwar die Wirksamkeit gewisser Erregungsvorgänge, besagt aber noch nichts darüber, zu welcher Zeit diese

Vorgänge stattgefunden haben. Wie wir aber später sehen werden, ist diese zeitliche Bestimmung für die Möglichkeit einer Übertragung auf die Nachkommenschaft unter Umständen von entscheidender Bedeutung.

Wir fragen demnach: Vererben sich Reiz- bzw. Erregungswirkungen, die auf die Elterngeneration erfolgt sind und sich bei ihr, gewisse Ausnahmsfälle abgerechnet, auch manifestiert haben, auf die Nachkommen?

Ehe wir nun in eine nähere Untersuchung eintreten, wollen wir noch einen möglicherweise aus der Ausdrucksweise hervorgehenden Zweifel ausschalten. Wie wir im weiteren Verlaufe unserer Arbeit sehen werden, lehren die Tatsachen, daß mit der Vererbung einer Reizwirkung von einer Generation auf die andere häufig eine Abschwächung verbunden ist, falls die zweite erbende Generation dem Reiz, der auf die elterliche Generation gewirkt hat, ihrerseits nicht mehr ausgesetzt wird. Es besteht dadurch die Möglichkeit, daß eine Reizwirkung bei der Vererbung unter die Schwelle sinkt, in der sie sich unserer Beobachtung noch manifestieren kann, ohne doch gänzlich null geworden, das heißt nicht vererbt zu sein. Diese Möglichkeit liegt sogar sehr nahe, und wir haben zu erwarten, daß Reizwirkungen, die bei der Elterngeneration, welche den Reizen selbst ausgesetzt worden war, nur schwach in Erscheinung getreten sind, bei der nächsten Generation überhaupt nicht mehr merklich hervortreten. Wir dürfen deshalb auch nicht erwarten, daß jede Reizwirkung in manifester Weise von der einen Generation auf die andere vererbt wird, wir müssen vielmehr erwarten, daß dies nur in günstigen Fällen geschieht. Unsere Frage: vererbt sie sich? soll also nicht ausdrücken: vererbt sie sich in allen Fällen in manifester Weise, sondern nur: vererbt sie sich in günstigen Fällen in manifester Weise?

Und ferner haben wir zu berücksichtigen, daß die Manifestation einer solchen Vererbung keineswegs in einer völlig spontanen Wiederholung der betreffenden Reaktion, sei diese ein Bildungs- oder ein Betätigungsvorgang, zu bestehen braucht, sondern daß auch der Nachweis einer gesteigerten Disposition zur Reproduktion des Vorgangs genügt, um eine Vererbung der Reizwirkung nachzuweisen.

Ich will dies an einem Beispiel, das in einem späteren Abschnitt noch ausführlicher wiedergegeben werden soll, klar machen. Frl. v. Chauvin (1885) hat Larven von Axolotln, mexikanischen Molchen, die sich normalerweise überhaupt nicht zu Vollmolchen

entwickeln, sondern als Larven geschlechtsreif werden und sich im Wasser fortpflanzen, durch besondere Maßnahmen gezwungen, ans Land zu gehen, sich in die ausgebildete Molchform Amblystoma umzuwandeln und so zur Fortpflanzung zu schreiten. Es hat sich nun gezeigt, daß hierdurch auf die Keimzellen eine Reizwirkung ausgeübt wird, und daß sich das Anlandgehen und der damit verbundene Kiemenverlust nebst Metamorphose zum Amblystoma vererbt. Es vererbt sich aber nur die gesteigerte Disposition dazu, nicht der Reaktionskomplex als ein unter allen Umständen auftretender, wie er es z. B. bei den Salamandralarven tut, wo der Kiemenverlust und die Metamorphose schließlich auch eintreten, wenn man die Tiere zwangsweise vom Betreten des Landes und sogar von jeder Möglichkeit, mit der atmosphärischen Luft in Berührung zu kommen, abhält.

Es handelt sich mit einem Worte bei unserer Frage gar nicht um die Vererbung einer lediglich erblich determinierten, sozusagen absoluten Reaktion. Sondern worauf es ankommt, ist der Nachweis, daß ein auf die Elterngeneration ausgeübter Reiz bzw. eine bei ihr ausgelöste Erregung sich nicht nur bei ihr selbst, sondern auch bei der Nachkommenschaft durch eine Änderung der Reaktionsfähigkeit äußert, ohne daß diese Nachkommenschaft ihrerseits den gleichen Einflüssen von neuem ausgesetzt gewesen wäre. Eine Änderung der Reaktionsfähigkeit habe ich bereits in der ersten Auflage der *Mneme* (S. 19 und 33; 3. Aufl. S. 14 und 26) generell als engraphische Veränderung bzw. Engramm bezeichnet. Tritt sie spontan bei der Nachkommenschaft wieder auf, so spreche ich von einem ererbten Engramm. Woltereck bezeichnet dasselbe als „Veränderung der Reaktionsnorm“, Johannsen als „genotypische Veränderung“.

Wir formulieren nunmehr unser Problem folgendermaßen: Läßt sich unter günstigen Umständen eine Vererbung von bei der Elterngeneration erfolgten und (besondere Ausnahmefälle abgerechnet) bereits bei ihr durch bestimmte Reaktionen manifestierten Erregungswirkungen dadurch nachweisen, dass sich bei der Nachkommenschaft die Reaktionsfähigkeit (Reaktionsnorm) in gleichsinniger Weise verändert zeigt, ohne daß die Nachkommenschaft ihrerseits den gleichen Einflüssen von neuem ausgesetzt gewesen wäre? Oder kürzer: Dürfen wir annehmen, daß unter günstigen Umständen durch im elterlichen Körper ausgelöste Erregungen die erblichen Potenzen der Keimzellen (genotypische Grundlage) und damit die Reaktionsnormen der

Nachkommen gleichsinnig mit den bei den Eltern hervortretenden Veränderungen verändert werden können?

Wir wollen nun zunächst das Tatsachenmaterial kennen lernen, das für die Entscheidung dieser Frage in Betracht kommt, und zwar zuerst dasjenige, das, obwohl auf zuverlässigen Beobachtungen beruhend, doch nicht in allen seinen Einzelheiten einer experimentellen Nachprüfung zugänglich ist, dann dasjenige, bei welchem diese Möglichkeit gegeben ist. Sodann wollen wir in einer Reihe von Kapiteln die Bedeutung dieser Tatsachen abwägen und dieselbe von verschiedenen Gesichtspunkten aus kritisch würdigen, um auf diese Weise zu einem Schlußergebnis zu gelangen.

Drittes Kapitel.

Vererbungstatsachen in bezug auf Sprache, Kenntnisse, Dressurergebnisse.

Es gibt ein Gebiet, auf dem das Ausbleiben jeder Spur einer Vererbung unter allen Umständen eine Regel ohne Ausnahme sein soll: unsere Sprache, unsere im individuellen Leben erworbenen Kenntnisse, die technischen, künstlerischen, sportlichen Fertigkeiten, die wir uns angeeignet haben, vererben wir, wie man hervorhebt, nicht auf unsere Nachkommen.

Für uns, das heißt in gleicher Weise für den Kulturmenschen wie für die Naturvölker, trifft dies wenigstens insoweit zu, als eine untrügliche Manifestation derartiger Vererbungen in Frage kommt. Wir müssen aber berücksichtigen, daß beim Menschen die Dinge in dieser Beziehung ganz eigenartig liegen. Die menschliche artikulierte Sprache, selbst die der einfachsten Naturvölker, ist nicht nur ein sehr kompliziertes, sondern vor allem ein äußerst plastisches Gebilde, dessen Handhabung ungeheure Spezialkenntnisse voraussetzt. Bei ihrer erblichen Übermittlung könnte es sich nicht etwa bloß um die Mitgabe von einigen tausend Worten handeln, sondern unumgängliche Voraussetzung wäre dabei eine genaue und unterscheidende Kenntnis der gesamten Umwelt und der gegenseitigen Beziehungen aller ihrer Komponenten. Die Vielseitigkeit, ungeheure Zahl und besonders die Plastizität der menschlichen Verrichtungen ist überhaupt einer fix und fertigen erblichen Übermittlung äußerst ungünstig. Das Kind, das alles oder auch nur das meiste von Dem können oder wissen würde, was jede seiner Vorfahrengenerationen gelernt und erfahren hat, wäre ein unmögliches Wesen, das bei der ungeheuren Menge der von jeder Generation hinzugewonnenen verschiedenartigen Erwerbungen, in der Überfülle ererbter Kenntnisse und Fertigkeiten sozusagen ersticken müßte.

Immerhin bleibt auch beim Menschen die Frage offen: wird von diesen Dingen gar nichts vererbt? Oder verhält es sich

nicht vielmehr so, wie FOREL (1910, S. 382) die Sache darstellt: „Im großen menschlichen Gehirn werden überhaupt keine fertigen Instinkte mehr erblich mnemisch aufgebaut, sondern nur Anlagen, die immer noch eine gewisse Plastizität besitzen und mehr oder weniger große individuelle Übung erfordern. Aber mit solchen Anlagen ist das Menschenhirn in der Tat auf das reichlichste ausgestattet."

Die beim Menschen gemachten Erfahrungen sprechen in der Tat dafür, daß weder konkrete Bewußtseinsinhalte noch auch komplizierte Instinkte — letzteres im Gegensatz zu den meisten Tieren — bei ihm erblich übermittelt werden, sondern nur Anlagen, Dispositionen. So konnte man zwar bei den bisher untersuchten Fällen von seit der Geburt bestehender Taub-Blindheit keine Spur von angeborenen Gesichts- und Gehörvorstellungen finden. Andererseits zieht aber L. WILLIAM STERN (1905), dem wie wenigen anderen ein kompetentes Urteil in diesen Fragen zugestanden werden wird, aus der sozusagen explosiven Art der Spracherlernung von HELEN KELLER in ihrem siebenten Lebensjahre folgenden durchaus berechtigten Schluß: „Hier fällt ein blitzartiges Licht auf den relativen Anteil der Außen- und Innenfaktoren des seelischen Lebens. Bestimmte Sinnesreize, die bisher gefehlt hatten, mußten kommen, damit die intellektuelle Eigenarbeit der Psyche erst einsetzen konnte; aber jene Sinnesreize waren lediglich Auslöser, nicht Urheber dieser Taten. Nur so erklärt sich die ungeheure Geschwindigkeit, in der nun die längst überfällige Entwicklung nachgeholt werden konnte. HELENS Seele glich einer stark übersättigten Lösung, die nur des leisesten Anstoßes bedurfte, um sich sofort zu kristallisieren." Und Miß A. SULLIVAN, die geistige Erweckerin von HELEN KELLER, der man feinstes Beobachtungsvermögen und große Erfahrung nicht absprechen wird, geht in dieser Beziehung fast noch weiter, wenn sie sagt [1]): „For, stumbling, hesitating, and incomplete as my explanation was, it touched deep responsive chords in the soul of my little pupil, and the readiness with which she comprehended the great facts of physical life confirmed me in the opinion that the child has dormant within him, when he comes into the world, all the experiences of the race. These experiences are like photographic negatives, until language develops them and brings out the memory images". Ich bin überzeugt, daß hierin ein Korn Wahrheit liegt. Den

[1]) HELEN KELLER, The Story of my Life. New York 1903, S. 333.

eigentlichen Beweis dafür, zu dessen Führung bereits, wie mir scheint, bedeutendes, wiewohl erst noch kritisch durchzuarbeitendes Material vorliegt, muß ich einer späteren Zeit vorbehalten.

Wenden wir uns nun aber vom Menschen, wo in bezug auf die Masse und die Plastizität des zu vererbenden ganz enorme Ansprüche gestellt werden würden, zu den Tieren, bei denen es sich um viel einfachere und einförmigere Erwerbungen handelt, so treten hier schon ganz andere Tatsachen zutage. Was zunächst die natürlich unartikulierte Sprache der Tiere anlangt, so besteht kein Zweifel, daß dieselbe zum großen Teil wenigstens durch Vererbung übermittelt wird. Was den eigentlichen Gesang der Vögel anlangt, so liegen Beobachtungen vertrauenswürdiger Forscher vor, daß unter Umständen auch der nie im individuellen Leben gehörte Gesang der eigenen Spezies von isoliert aufgezogenen Individuen reproduziert wird. „Couch berichtet in seinen ‚Illustrations of Instinct‘, daß er einen Stieglitz kannte, der noch nie den Gesang seiner Artgenossen gehört hatte, und ihn doch, obwohl zaghaft und unvollkommen, produzierte. Und Oberst Montagu erzählt von der Provence-Grasmücke (Sylvia undata), daß junge Männchen dieser Spezies, die unflügge aus dem Nest entfernt worden waren, mit dem Sproßen ihrer ersten Federn zu singen begannen und ihren Gesang den ganzen Oktober hindurch manchmal stundenlang ohne Unterbrechung fortsetzten. Die Melodie war die diesem Vogel natürliche und sehr abwechslungsreiche, doch wurde sie in einem schnellen Tempo und viel leiser als Montagu sie je von alten Vögeln in ihrer natürlichen Umgebung gehört hatte, wiedergegeben“[1]). Es wäre sehr verdienstlich, diesbezügliche Experimente mit aller Schärfe durchzuführen und dadurch den Tatbestand über jeden Zweifel sicherzustellen[2]). Was die sonstige Sprache der Vögel

---

[1]) Zitat aus Lloyd Morgan, Instinkt und Gewohnheit, Leipzig 1909, S. 200.

[2]) Eine Beobachtungsreihe, die ebenfalls unbedingt erneute experimentelle Nachprüfung verdient, ist die des als besonders zuverlässig bekannten Naturforschers Lenz, der an zwei aus dem Horst entnommenen und von ihm aufgezogenen Exemplaren des Mäusebussards, Buteo vulgaris, beobachtet hat, daß seine Pfleglinge Blindschleichen und Ringelnattern ohne jede Vorsicht angriffen und töteten, sich aber in höchst ausgesprochener und auffälliger Weise anders benahmen, als sie zum erstenmal mit Kreuzottern in Berührung kamen. „Es war mir äußerst merkwürdig, daß diese Vögel, welche schon oft große Schlangen und Ratten bekämpft hatten, durch einen wunderbaren Naturtrieb geleitet, die Giftschlange sogleich erkannten . . . Ich hatte schon erprobt, daß sie Stückchen Kreuzotterfleisch begierig fraßen, daß ihnen das Gift nicht innerlich schadete;

betrifft, die verschiedenen Signale, mit denen sie sich rufen, durch die sie ihre Zufriedenheit ausdrücken, sich warnen, so kann nach dem Urteil des ebenso erfahrenen wie vorsichtigen Lloyd Morgan (a. a. O., S. 101) „doch kein Zweifel darüber obwalten, daß die von den meisten jungen Vögeln hervorgestoßenen Laute rein instinktiver Natur und daß einige derselben von Anfang an wohldifferenziert sind. Bei dem Küchlein des Haushuhns unterschied ich wenigstens sechs verschiedene Äußerungen".

Auch die Wirkung, die diese Laute der Natursprache auf die jungen Tiere hervorbringen, scheint größtenteils ererbt (oder, wie meistens in diesem Zusammenhange gesagt wird, „instinktiv") zu sein und nicht auf individueller Erfahrung zu beruhen. So machte Hudson die Beobachtung, daß ein innerhalb der Eischale pochendes Vögelchen sofort verstummt, wenn es die warnende Note des Muttervogels vernimmt.

Ich weiß wohl, daß man gerade in bezug auf ererbte Hervorbringung von Warnnoten und auf die ererbte Reaktion auf dieselben den beliebten „Zuchtwahleinwand" (vgl. meine Arbeit von 1907 A, S. 9—24) machen, das heißt die Entstehung dieser Fähigkeiten lediglich durch Ausleseprozesse von zufällig auftretenden Keimesvariationen erklären kann. Allerdings ist besonders die sofortige Reaktion auf Warnsignale für einen eben ausgeschlüpften Vogel von so großem Nutzen, daß diese Eigenschaft zweifellos Selektionswert besitzt. Anders verhält es sich aber schon mit der fix und fertig angeborenen Hervorbringung dieser und noch anderer Laute durch den Neugeborenen, und vollends kann ich den vitalen Nutzen nicht einsehen, den der junge Stieglitz, die junge Grasmücke davon hat, daß sie ihr Liedchen schon erblich auswendig

der Geruch der Kreuzotter konnte es auch nicht sein, der sie schreckte, denn der Bussard folgt nie dem Geruche, sondern nur dem Auge; das Auge war es, dessen Scharfblick ihm sogleich den Todfeind verriet." An einer anderen Stelle sagt er von einem der Tiere: „Sein Angriff, sein ganzes Benehmen war von der Art, wie er giftlose Schlangen zu ergreifen pflegte, höchst verschieden." Man lese die ganzen, sehr lehrreichen Mitteilungen bei Lenz, Schlangen und Schlangenfeinde, Gotha 1870. Durch sie scheint mir die oft wiederholte Behauptung widerlegt zu werden, daß eine ererbte Reaktion auf spezialisierte optische Eindrücke (Bildreize) niemals beobachtet wird. Es gibt übrigens noch manche andere Tatsachen, die gegen diese Behauptung sprechen. Es scheint allerdings, daß ererbte Reaktionen auf spezialisierte optische Reize zu den Ausnahmen gehören, während sie auf Gehörs- und Geruchsreize hin sehr häufig beobachtet werden. Ich gedenke auf diese Frage später einmal ausführlich zurückzukommen und sie experimentell weiter zu behandeln.

kennt, zumal als zu einer vollkommenen Ausbildung doch noch individuelles Studium und Nachahmung von im individuellen Leben gehörten Vorbildern nötig ist. Hier kann von einer vitalen Bedeutung der fertig übermittelten erblichen Mitgift keine Rede sein, und somit muß der Versuch, diese erbliche Übermittlung der primitiven Sprache lediglich der Zuchtwahl zuzuschreiben, als ein keineswegs geglückter bezeichnet werden. Ich behaupte nun allerdings nicht, damit sei im Gegenteil ein zwingender Beweis für die Vererbung einer „erworbenen Eigenschaft" geführt. Ich behaupte nur, daß die Entscheidung noch aussteht, aber in keiner Weise zuungunsten der letzteren Auffassung gefallen ist.

Ganz ähnlich verhält es sich in bezug auf die Frage der Vererbung von Ergebnissen der Dressur bei Tieren. So müssen z. B. die meisten Hunde sowohl das Apportieren als auch das feste Vorstehen jedesmal erst mehr oder weniger erlernen. Es gibt aber Individuen und ganze Stämme, die diese Fertigkeiten als fix und fertige Mitgift mitbekommen und sie bei erster Gelegenheit tadellos ausüben. Man kann auch dies darauf zurückführen, daß man annimmt, die Hundezüchter wählten zur Nachzucht bei einigen Jagdhundrassen mit Vorliebe solche Individuen aus, die besondere Fähigkeiten zum Apportieren, bei anderen solche, die besondere Fähigkeiten zum Vorstehen als zufällige Keimesvariation mit auf die Welt gebracht hätten. Diese Erklärung hat aber einen schwachen Punkt. Das feste Vorstehen unter Verzicht auf das eigene Ergreifen des Wildes, wie es wirklich guten Vorstehhunden eigen ist, ist etwas der natürlichen Jagdart der Caniden so wenig Entsprechendes, etwas so auf das gemeinsame Jagen von Schützen und Hund Zugeschnittenes, daß das spontane Auftreten von Instinktvariationen in dieser Richtung, von denen doch die Auslese des Züchters ihren Ausgang hätte nehmen können, eine ziemlich unwahrscheinliche Annahme ist. Dasselbe gilt in nahezu, wenn auch nicht ganz demselben Grade vom Apportieren. Bei dem weiteren Schritte, diese Fähigkeiten zum Gemeingut einer bestimmten Rasse zu machen, hat natürlich die Zuchtwahl eine große Rolle gespielt.

Am wenigsten scheinen sich mir aber die Fälle von fix und fertig ererbter Fertigkeit zu „Bitten" und „Aufzuwarten", die bei Hunden und sogar Katzen von zuverlässigen Beobachtern festgestellt worden sind[1]), auf „zufällige Keimesvariation" und „Auslese" zurückführen

[1]) Vgl. die Zusammenstellung bei LLOYD MORGAN (1909, S. 329).

zu lassen. Es liegt mir fern, solche Fälle bereits als sichere Beweise für eine Vererbung von Dressurresultaten hinzustellen, vielmehr halte ich weitere experimentelle Feststellungen gerade auf diesem Gebiet für notwendig. Aber jedenfalls neigt die Wage doch sehr viel mehr nach der Seite, die für eine solche Vererbung spricht, und von einer Entscheidung im negativen Sinne kann überhaupt nach dem Ergebnis der in obenstehendem Abschnitt gegebenen Übersicht keine Rede sein. Auch hier wird das planvoll durchgeführte Experiment das letzte Wort zu sprechen haben.

Viertes Kapitel.

Weiteres, nicht auf Zuchtversuchen beruhendes Tatsachenmaterial.

Meiner Ansicht nach kann die endgültige Entscheidung der Frage nach der Vererbung der Reiz- und Erregungswirkungen nur auf dem Wege der Experimentaluntersuchung gegeben werden. Und wie wir in den späteren Abschnitten sehen werden, reicht das zurzeit vorliegende Material von experimentell festgestellten Tatsachen bereits zur Entscheidung der gestellten Frage aus. Unter diesen Umständen könnte es beinahe überflüssig erscheinen, auch noch anderes Tatsachenmaterial vorzulegen, bei dem nicht jedes einzelne Glied der Beweiskette einer experimentellen Kontrolle unterstellt werden kann. Ein solcher Standpunkt wäre aber deshalb höchst einseitig, weil wir mit unseren Experimenten überhaupt nicht oder teilweise vorläufig noch nicht an viele unzweifelhafte Realitäten des Naturgeschehens herankönnen, besonders aus dem Grunde, weil wir dabei mit ganz anderen zeitlichen Faktoren und demgemäß einer außerordentlich viel geringeren Zahl von Generationen arbeiten müssen.

Auch hat man nicht selten im Dienste ablehnender Kritik das Argument geltend gemacht, in diesem oder jenem Falle sei eine ungeheure Anzahl von Generationen einer bestimmten Einwirkung unterworfen gewesen, ohne daß sich doch eine Spur von erblichem Einfluß dieser Reizwirkung erkennen lasse. Wir wollen zunächst einen solchen Fall, bei dem diese Behauptung mit besonderer Zuversichtlichkeit aufgestellt worden ist, einer näheren Untersuchung unterwerfen.

Bekanntlich führen die Pflanzen unter dem Einfluß des Lichtes verschiedenartige Bewegungen aus, die, sofern sie Reaktionen auf den täglichen periodischen Wechsel von Hell und Dunkel, von Tag und Nacht sind, als tagesperiodische Bewegungen bezeichnet werden. Von diesen Bewegungen wollen wir hier zunächst nur die sogenannten Schlafbewegungen (nyktinastische Variations-

bewegungen) berücksichtigen, die Periodizität des Längenwachstums aber, weil auf den uns interessierenden Punkt hin noch nicht hinreichend genau untersucht, aus dem Spiel lassen.

Als Ausdruck der Schlafbewegungen ist das nächtliche Herabhängen und die bei Tage erfolgende horizontale Aufrichtung der Bohnenblätter (Phaseolus und Verwandte), das nächtliche Zusammenlegen und die bei Tage erfolgende Ausbreitung der Blattfiederchen von Robinien, Akazien und Mimosen allgemein bekannt. Diese Bewegungen sind bereits seit langer Zeit von De Candolle, Meyen, Dutrochet, Sachs, Hofmeister, Bert und anderen eingehend untersucht worden.

Eine feste Basis erhielten unsere Kenntnisse aber erst durch Pfeffers im Jahre 1875 erschienene monographische Bearbeitung dieser periodischen Bewegungen. Als die bestimmenden Faktoren bei der Einnahme der verschiedenen Stellungen wurden von ihm die Einflüsse nachgewiesen, die von dem Vorhandensein und dem Nichtvorhandensein des Lichtes, von Helligkeit und Dunkelheit ausgehen. Darin hat Pfeffer ohne Zweifel recht. Im Unrecht aber war er, das Vorhandensein jeder „inhärenten", das heißt erblich übermittelten Periodizität in bezug auf die Tagesperiode schlechthin zu leugnen (1904, S. 492).

Auch ich war zunächst nicht nur von der Richtigkeit, sondern auch von der Vollständigkeit von Pfeffers experimentellen Ergebnissen überzeugt, fand aber gelegentlich anderer Experimente zu meinem Erstaunen, daß Mimosen und Akazien durch Hell- und Dunkelreize, die in einem vom natürlichen Turnus von 12 : 12 Stunden stark abweichenden Turnus alternieren, z. B. von 6 : 6 Stunden oder von 24 : 24 Stunden, keineswegs ohne weiteres dazu zu bringen sind, ihre Schlafbewegungen nun rein und ausschließlich in dem neuen durch die jetzt wirkenden Reize induzierten Rhythmus auszuführen. Vielmehr erwies sich die unter solchen Umständen auftretende Bewegungsfolge als eine deutliche Kombination des induzierten neuen mit dem inhärenten 12 : 12stündigen Rhythmus (vgl. die Kurven II—IV in meiner Arbeit von 1905). Und dieses Resultat ergab sich auch bei Keimpflanzen, die in ihrem individuellen Leben noch niemals einem 12 : 12stündigen Beleuchtungsturnus ausgesetzt worden waren.

Daraus ergibt sich mit Sicherheit eine „inhärente Periodizität", die in der ererbten Disposition besteht, die Schlafbewegungen in einer 24stündigen Periode mit 12 : 12stündigem Turnus auszuführen, auch wenn niemals Originalreize in dieser

Periodizität auf das betreffende Individuum eingewirkt haben, individuell induzierte „Nachwirkungen“ also auszuschließen sind.

Zum Teil durch meine Publikation veranlaßt, hat dann PFEFFER seine Untersuchungen über diesen Gegenstand wieder aufgenommen und 1907 eine umfangreiche Arbeit über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane veröffentlicht, in der er sich in umfassendem Maße der von mir zuerst angewandten Methode bedient hat, die Reize auf die Pflanzen in einem der Tagesperiode fremdartigen Turnus (6:6, 24:24, er wandte auch 3:3, 18:6 usw. an) wirken zu lassen. Seine sonstigen Resultate, so interessant sie sind, brauchen uns hier nicht zu beschäftigen. Soweit seine Untersuchungen auf die uns interessierende Frage Bezug hatten, ergaben sie eine vollständige Bestätigung meiner diesbezüglichen Angaben, eine Bestätigung, wie sie angesichts der Tatsache, daß PFEFFER seine Objekte anders vorbehandelte als ich und sich während der Untersuchung stärkerer Reize bediente, überhaupt nicht vollkommener gedacht werden könnte. Ich habe dies in einer zweiten Publikation (1908B) genau dargelegt, und in seiner Antwort gibt PFEFFER (1908) den Hauptpunkt auch vollkommen zu, indem er (S. 395) sagt: „Die Möglichkeit, daß den schlaftätigen Organen ein Reaktionsvermögen zukommt, vermöge dessen sie während eines andersartigen Beleuchtungsrhythmus und ferner bei den Nachschwingungen eine tagesperiodische Bewegungstätigkeit anstreben oder erreichen, habe ich nie bestritten, auch habe ich neuerdings (1907) in diesem Punkte keinen prinzipiellen Widerspruch gegen SEMON erhoben. Vielmehr habe ich die Existenz eines solchen, durch die Eigenschaften der Pflanze bedingten Strebens in evidenter Weise für die Blätter von Phaseolus festgestellt (1907, S. 357, 424, 441) und somit SEMONS Auffassung für einen konkreten Fall bestätigt.“

Aber noch mehr als das! Der eben zitierte Satz PFEFFERS enthält zwar eine uneingeschränkte Bestätigung der von mir entdeckten erblichen Disposition. In der damaligen Publikation polemisiert PFEFFER aber noch gegen mich, weil ich angeblich von einer erblichen „Bewegungstätigkeit“ schlechthin im Sinne einer spontan unter allen Umständen auftretenden autonomen Bewegungstätigkeit gesprochen hätte. Dies habe ich nun nicht getan, weil ich so weit auf Grund meiner eigenen Experimente nicht gehen konnte. Neuere Forschungen haben jedoch gelehrt, daß nicht nur die von mir aufgefundene und von PFEFFER bestätigte erbliche Disposition, sondern auch die von PFEFFER nachdrücklich in Abrede gestellte

autonome Bewegungstätigkeit im Tagesrhythmus vorhanden ist. R. Stoppel (1910) gebührt das Verdienst, sie zuerst an Blüten (Calendula, Bellis) aufgedeckt zu haben. Weitere Untersuchungen über das Öffnen und Schließen der Blüten von Stoppel und Kniep (1911) haben dies bestätigt, sie haben ferner gezeigt, daß ich Pfeffer gegenüber auch darin recht gehabt habe, daß das allmähliche Aufhören der rhythmischen Bewegungen bei Dauerbeleuchtung kein „Ausklingen" im Sinne Pfeffers ist, sondern eine Unterdrückung durch eine andauernd geübte einseitige Induktion (vgl. darüber meine Ausführungen 1908, S. 240—242). Bei den Öffnungs- und Schließungsbewegungen der Blüten ist nach Stoppel und Kniep (S. 197) ein einmal in Gang befindlicher 12stündiger Rhythmus „durch lange Beleuchtung, wie das Zwischenschalten kurzer Dunkelperioden zu verschiedenen Zeiten zeigt, nicht mehr zu vernichten, wenn er auch äußerlich während des Dauerlichts nicht mehr zur Geltung kommt". Endlich hat Pfeffer selbst ganz neuerdings (1911) für die Blätter von Phaseolus festgestellt, daß die Schlafbewegungen unter ganz bestimmten Bedingungen (Verdunkelung des Gelenks bei gleichzeitiger Beleuchtung der Lamina) auch bei konstanter Beleuchtung dauernd fortgesetzt werden. Pfeffer faßt nunmehr (1911, S. 286) diese Schlafbewegungen „als Resultante aus dem Zusammengreifen der aktivierten tagesperiodischen autonomen [also erblich determinierten] Bewegungen und den sich täglich wiederholenden photonastischen Reaktionen" auf, und ist somit jetzt schließlich zu derjenigen Auffassung gelangt, die ich von Anfang an und bisher gegen ihn vertreten habe. Damit hat also Pfeffer seine früher von ihm mehrfach wiederholte Behauptung von der Nichterblichkeit der Tagesperiode aufgegeben, die er noch im Jahre 1907 (S. 452) durch den Satz ausgedrückt hat: „Zu den schnell ausklingenden Vorgängen gehören auch die Nachschwingungen der Schlafbewegungen, die also nicht erblich fixiert wurden, obwohl die Schlafbewegungen seit ungezählten Generationen (bei vegetativer und bei sexueller Fortpflanzung) in dem üblichen Rhythmus ausgeführt wurden, und obgleich z. B. die autonomen[1]) Bewegungen zeigen, daß die Herstellung einer sich erblich erhaltenden periodischen Bewegungstätigkeit sehr wohl möglich ist."

Zum Schluß möchte ich noch die Frage nach der biologischen Bedeutung der erblichen Disposition zur Ausführung der betreffenden Bewegungen im Tagesrhythmus bzw. der autonomen also erblich

[1]) Die aber, wie Pfeffer damals irrtümlicherweise annahm, niemals im Tagesrhythmus verlaufen sollten.

determinierten Bewegungstätigkeit im Tagesrhythmus mit einigen Worten berühren. PFEFFER sagt darüber (1908, S. 397): „Da aber diese besondere Disposition zur Erzielung der Schlafbewegungen auch nach SEMON (1908, S. 234) nicht notwendig ist, so kommt ihr gar nicht eine generelle, fundamentale Bedeutung zu (vgl. PFEFFER, 1907, S. 442).“ An der von PFEFFER zitierten Stelle sowie auch schon in meiner ersten Publikation (1905, S. 252) hatte ich in dieser Beziehung gesagt: „Denken wir uns bei den betreffenden Pflanzen nun die Disposition (die erbliche Komponente des 12:12stündigen Rhythmus) ganz hinweg, d. h. versetzen wir in Gedanken diese Pflanzen mit sonst denselben physiologischen Eigenschaften, demselben Verhalten gegen Originalreize, aber ohne die erbliche Mitgift der 24stündigen (12:12stündigen) Rhythmik unter die natürlichen Bedingungen, so werden sie sich ohne diese Disposition genau ebenso verhalten wie mit derselben.“ Die unter normalen äußeren Bedingungen bestehende Bedeutungslosigkeit macht diese erbliche Disposition aber besonders wertvoll für unsere Frage, denn sie entzieht dem ebenfalls bereits von WEISMANN (1906, S. 16) gemachten Einwand den Boden, daß sie wahrscheinlich als nützlich durch Zuchtwahl herangebildet worden sei. Als funktionell bedeutungslos besaß sie natürlich keinen Selektionswert und kann deshalb, wie ich 1907 A, S. 10—18 ausgeführt habe, nie und nimmer als Produkt der Zuchtwahl angesprochen werden.

Unter allen Fällen, in denen nicht jeder Schritt experimentell herbeigeführt und kontrolliert werden kann, scheint mir im vorliegenden also der Wahrscheinlichkeitsbeweis am überzeugendsten in dem Sinne durchgeführt, daß nicht, wie WEISMANN (1892 A, S. 488) früher meinte, „Einflüsse, die Tausende von Generationen hindurch eingewirkt haben, keinerlei Eindrücke im Keimplasma hinterlassen haben“, sondern daß das Gegenteil der Fall gewesen ist.

Ganz ähnlich steht es mit WEISMANNS Widerspruch gegen die Möglichkeit einer Vererbung alles dessen, was man bei Tieren als Gewohnheit bezeichnet. Gewohnheiten können sich nicht vererben, folglich darf kein Instinkt als ererbte Gewohnheit, sondern einzig und allein als Zuchtwahlprodukt angesehen werden —, das ist das Leitmotiv, das er variiert und durch verschiedene Argumente zu belegen sucht. Der Kern der Beweisführung ist immer der: in diesem oder jenem Falle kann ein bestimmter Instinkt nicht (besser: nicht ausschließlich) als ererbte Gewohnheit angesehen werden, folglich darf überhaupt kein Instinkt als ererbte Gewohnheit angesehen werden.

Der lehrreichste und auch bezeichnendste Fall in dieser Richtung ist der der sog. Neutra der sozialen Insekten. Bekanntlich kommen bei vielen sozialen Insekten, z. B. den Termiten, Ameisen, Bienen, Meliponen, Hummeln neben den in normaler Weise ihre Geschlechtsfunktion ausübenden Weibchen oder Königinnen noch andere Weibchen vor, die eine mehr oder weniger hochgradige Verkümmerung ihrer Geschlechtsorgane und damit auch ihrer Geschlechtsfunktionen zeigen. Sie werden als Arbeiter bzw. Soldaten bezeichnet und sind nicht nur durch gewisse körperliche, sondern auch durch bestimmte Instinktmerkmale ausgezeichnet. Weismann nahm an, daß sie durchgehend steril seien und argumentierte folgendermaßen: Die besonderen Instinkte der Neutra können deshalb nicht ererbte Gewohnheiten sein, weil ja diejenigen, die diese Instinkte ausüben, d. h. die Neutra, aus dem Zeugungskreis der Art ausgeschlossen sind. Folglich können die betreffenden Instinkte hier nur Zuchtwahlprodukte aus dem Material zufälliger Keimesvariation sein. Folglich sind alle Instinkte ausschließlich Zuchtwahlprodukte. Die Diskussion über diese logisch durchaus nicht einwandfreien Schlußfolgerungen nimmt in den Auseinandersetzungen zwischen Herbert Spencer (1893 A, 1893 B, 1894) und Weismann (1893, 1894 A, 1894 B) einen breiten Raum ein.

In der *Mneme*[1]) habe ich dann darauf aufmerksam gemacht, daß die Hauptvoraussetzung Weismanns insofern hinfällig ist, als die sogenannten Arbeiter der Bienen und Ameisen zwar in ihrer Sexualität geschmälert (z. B. durch Verlust der Begattungsfähigkeit), doch durchaus nicht vollständig aus dem Zeugungskreis der Art ausgeschlossen sind. Daß Arbeiterinnen unbefruchtete Eier legen, die ihre volle Entwicklung zu normalen Insekten durchmachen, ist ein sehr viel häufigeres Vorkommnis als man früher gewußt hat. Schon im Jahre 1874 machte Forel die Mitteilung von dem Eierlegen der Ameisenarbeiter, und diese Beobachtungen sind seitdem von ihm selbst, Lubbock, Wasmann, Viehmeyer, Tanner Reichenbach, Wheeler, Miß Fielde und anderen bestätigt worden. Änliches geht für die Arbeiter der Termiten aus den Beobachtungen von Silvestri und für ihre Soldaten aus denen von Grassi hervor, und der Termitenforscher Escherich (1909, S. 51) bezweifelt nicht, daß solche Fälle sich stark mehren werden, wenn man diese Fragen einmal eingehender studieren wird. Was end-

[1]) *Mneme*, 1904, 1. Aufl., S. 289–292; 1911, 3. Aufl., S. 308—311. Wie ich nachträglich gefunden habe, hat Kassowitz bereits früher (1899, S. 321, 380) diesen Gesichtspunkt hervorgehoben.

lich die Bienen anlangt, so herrscht vollständige und ausnahmslose Sterilität der Arbeiterinnen nur bei einer Form, nämlich unserer Honigbiene, Apis mellifica, und selbst bei ihr wird für die ägyptische Varietät (Apis mellifica fasciata) angegeben, daß sich häufig in den Stöcken neben der Königin noch eierlegende Arbeiterinnen vorfinden. Bei den übrigen Varietäten der Honigbiene, bei denen die Arbeiterinnen normalerweise nicht Eier legen, schreiten dieselben doch bei Mangel einer Königin und Fehlen nachzuchtfähiger Brut zur Ablage parthenogenetisch sich entwickelnder Eier. Man nennt solche Völker bekanntlich afterdrohnenbrütig. Aus allem dem geht hervor, daß die Arbeiterinnen nur in seltenen Ausnahmefällen vollständig oder so gut wie vollständig aus dem Zeugungskreis der Art ausgeschlossen sind. Der Umstand, daß ihre parthenogenetischen Eier bei den Bienen stets, bei den Ameisen gewöhnlich[1]) nur männliche Nachkommen hervorgehen lassen, ist, wie jeder Kundige weiß, kein Hinderungsgrund. Dazu kommt, daß, wie v. Buttel-Reepen (1903) angibt, bei der Honigbiene die Hauptinstinktsveränderung auf seiten der Königin liegt, „die von ihrer Höhe herabsinkt, fast alle die ihr eigentümlichen Instinkte verliert und nur noch Eierlegmaschine wird, während die Arbeiterinnen alle Instinkte ihres früheren Weibchentums behalten, also die Bau- und Fütter- resp. Sammelinstinkte usw., und nur den Begattungstrieb einbüßen". Wenn sie wie v. Buttel-Reepen hinzufügt, auch einige neue Instinkte hinzugewonnen haben, z. B. die sogenannte „Anhänglichkeit" an die Stockmutter und die ganz besondere, abweichende Pflege derselben, so hat höchstwahrscheinlich die Ausbildung dieser neuen Instinkte eingesetzt, lange bevor ein so völliger Ausschluß der Arbeiterinnen aus dem Fortpflanzungskreis der Art durchgeführt war, wie wir ihn jetzt bei einigen Varietäten von Apis mellifica, aber einzig und allein auch hier, finden. Übrigens habe ich von Anfang an (vgl. *Mneme*, 1. Aufl. 1904, S. 292) die Möglichkeit offengehalten, daß auch nach Eintritt der Sterilität eine Weiterbildung der sterilen Reihe dergestalt stattfinden kann, daß der ganze Stock als solcher, nicht sein einzelnes Mitglied, als Zuchteinheit bei der natürlichen Auslese figuriert, wie dies von Darwin am Ende des Kapitels über den Instinkt in der *Entstehung der Arten* so einleuchtend auseinandergesetzt worden ist.

---

[1]) Tanner, Reichenbach, Wheeler berichten von Fällen, in denen aus natürlich unbefruchteten Arbeiterinneneiern sowohl Männchen als auch Weibchen hervorgegangen sind. Diese Frage bedarf noch weiterer Untersuchung.

Die Wirksamkeit der natürlichen Zuchtwahl (die allerdings keine „Allmacht“ ist, wie Weismann behauptet) schätze ich sehr hoch ein. Die Zuchtwahl im Darwin'schen Sinne ist aber ein Faktor, der erbarmungslos mit Sein oder Nichtsein, Werden oder Nichtwerden arbeitet, die von ihm ausgebildeten Eigenschaften müssen dementsprechend vitale Bedeutung, Selektionswert besitzen, und jedenfalls muß man überall da das Zuchtwahlprinzip aus dem Spiel lassen, wo sich jeder Selektionswert einer Eigenschaft mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit ausschließen läßt. Einen solchen Fall haben wir eben in der von uns studierten Disposition für die 12 : 12stündige Periodizität (Tagesperiode) kennen gelernt, für die man jeden Selektionswert mit einer, wie mir scheint, vollkommenen Sicherheit ausschließen kann. Hier handelte es sich um Disposition zu einem Bewegungsrhythmus bei Pflanzen. Es gibt aber auch ererbte Bewegungsfolgen bei Tieren, bei denen sich ein Selektionswert mit nahezu, wenn auch nicht ganz derselben Sicherheit ausschließen läßt. In diesem Sinne habe ich in meiner früheren Arbeit (1907 A) den Instinkt junger unerfahrener Stubenhunde angeführt, beim Niederlegen auf dem blanken Fußboden oder Teppich das Lagermachen im Grase zu markieren, indem sie die Pantomime des Niedertretens des Grases und des Ebnens der so entstandenen Mulde mit dem Hinterteil mit größter Ausdauer, aber natürlich ohne jeden wirklichen Erfolg wiederholen, ehe sie sich hinlegen. Ich zeigte damals bereits, daß dieser Instinkt als feste erbliche Mitgift unmöglich durch die erbarmungslos mit Leben und Tod arbeitende Zuchtwahl seine Ausbildung erhalten haben konnte, und erinnerte daran, daß er, einmal entstanden, nach Weismannschen Anschauungen längst wieder durch „Panmixie“ hätte zerstört werden müssen, nachdem durch die Bedingungen der Domestikation die ganze Prozedur längst ihren Sinn verloren hatte, zu einer fast komischen Reminiszenz geworden und somit der Kontrolle der natürlichen Zuchtwahl seit ungezählten Generationen entrückt worden war.

Hier finde noch ein zweiter Fall kurze Erwähnung. Charbonnier und Lloyd Morgan (1896; 1909, S. 109) haben beobachtet, daß junge von Menschen aufgezogene Elstern und Häher, wenn ihnen in ihrem Käfig zum erstenmal eine Schüssel mit Wasser vorgesetzt wurde und sie mit dem Schnabel die Oberfläche des Wassers berührten, außerhalb der Schüssel und ohne überhaupt ins Wasser gegangen zu sein, alle Gesten durchmachten, die ein Vogel beim Baden auszuführen pflegt: sie duckten ihren Kopf,

flatterten mit den Flügeln und dem Schwanze, hockten sich hin und spreizten sich. Auch hier konnte ich (1907 A, S. 19, 20) gegen die Einwände Weismanns nachweisen, daß es sich dabei offenbar um eine ererbte Gewohnheit von keineswegs vitaler Bedeutung handelt, und daß der Versuch, für dieselbe einen Selektionswert festzustellen, mißlungen ist.

Endlich möchte ich noch einen anderen Fall eines erst vor verhältnismäßig kurzer Zeit erworbenen Instinkts anführen. v. Weinberg (1911) teilt folgenden Fall der Vererbung eines Instinkts beim Vollblutpferd mit: „Stellt man, wie dies im Gestüt Waldfried regelmäßig geschieht, Vollblutfohlen nebeneinander auf und läßt sie dann los, so laufen sie selbst ein reguläres Rennen, während Fohlen anderer Pferdeschläge nach wenigen Sprüngen stehen bleiben.“ Da die Rennen der Vollblutpferde stets unter dem Reiter gelaufen werden, und die von Menschen geübte Zuchtwahl auf die Schnelligkeit und Ausdauer der Tiere, die lediglich bei solchen Rennen erkannt wird, gerichtet ist, nicht aber auf die Neigung der Tiere, selbständige Rennen zu laufen, so fehlt auch in diesem Falle ein Selektionswert für die Herausbildung dieses speziellen dem Rennpferde eigentümlichen und dem Gebrauchspferde fehlenden Instinkts[1]).

Bisher haben wir in dem vorliegenden Abschnitt nur Fälle der Vererbung solcher funktioneller Abänderungen behandelt, die sich durch Bewegungen irgendwelcher Art, durch Tätigkeiten manifestieren. Es gibt aber auch zahlreiche Belege für die erbliche Wirkung funktioneller Reizung, die sich uns auf strukturellem Gebiet offenbaren. Ich will aus dieser großen Zahl hier zunächst auf einen besonders lehrreichen Fall eingehen, den wir den fein angelegten und ausgeführten Experimenten von Braus (1906) verdanken.

---

[1]) Man hat auch die Tatsache, daß die besten englischen Rennpferde vor 100 Jahren durchschnittlich noch um etwa $^1/_3$ langsamer liefen als ihre heutigen Nachkommen, als einen Beweis für den erblichen Einfluß gesteigerter Funktion verwerten wollen. Es kann sich aber bei dieser Erscheinung auch lediglich oder hauptsächlich um Mutationen handeln, die ohne Beziehung zur Funktion auftraten, durch die streng in bezug auf die Rennfähigkeit ausgeübte Selektion aber gefaßt und bei der Weiterzucht verwertet wurden. Die Kernfrage, ob diese Mutationen unter dem Einfluß der gesteigerten Funktion auftraten oder gänzlich ohne Beziehung zu derselben, läßt sich in diesem Falle nicht entscheiden (vgl. darüber die lichtvollen Auseinandersetzungen von Goldtschmidt (1911, S. 223). Bei der im Text mitgeteilten Ausbildung des Renninstinkts fallen diese Bedenken dagegen fort.

Bei den meisten Frosch- und Krötenlarven entwickeln sich die vorderen Extremitäten nicht an der äußeren Oberfläche des Körpers, sondern in einer besonderen Tasche, welche von den beiderseitigen Kiemendeckeln gebildet und Kiemensack (Peribranchialraum) genannt wird. Zur Zeit der Metamorphose durchbrechen dann die unter diesem Verschluß bereits weit entwickelten Ärmchen die Wand ihres Gefängnisses, so daß sie wie aus kurzen Ärmeln hervorragen. Dieser Durchbruch macht durchaus den Eindruck des Gewaltsamen, sowohl durch die Art, wie sich der Ellenbogen heraus und beim Befreiungsakt vordrängt, als auch wegen der oft bedeutenden zeitlichen Verschiedenheit des Durchbruchs auf der rechten und auf der linken Seite, als auch endlich wegen verschiedener Eigentümlichkeiten des mikroskopischen Befundes.

Die Frage, ob die Extremität imstande ist, sich an jeder beliebigen Stelle — nicht nur an der Stelle ihres normalen Durchbruchs — ihren Weg durch das Integument zu bahnen, löste Braus durch Transplantationsversuche, indem er Extremitätenanlagen bei Unkenlarven (Bombinator igneus) unter eine künstlich aufgehobene Hautlamelle verpflanzte. Nach Heranwachsen der Extremität wurde alsdann ein ganz ähnlicher Durchbruch beobachtet, wie er bei normalem Einschluß im Peribranchialraum zu erfolgen pflegt. Hierdurch wird bewiesen, daß zum Durchbruch der vorderen Extremitäten eine Vorbereitung durch spontane Lochbildung seitens der umschließenden Wand durchaus nicht notwendig ist, eine Prädisposition für eine solche also auch keinen Selektionswert besitzen kann.

Wie verhält sich nun aber, wenn man die Ausbildung einer vorderen Extremität beizeiten operativ unterdrückt, die dem Defekt gegenüberliegende Stelle des Peribranchialraums? Die Experimente von Braus (1906, S. 522) ergaben hier das außerordentlich interessante Resultat, „daß Larven ohne vordere Extremität mit übrigens intaktem Kiemendeckel und unter sonst ganz gleichen Bedingungen wie bei normalen Bombinator-Embryonen eine verdünnte durchscheinende Stelle im Kiemendeckel und innerhalb derselben ein Perforationsloch erhalten. Das letztere ist allerdings kleiner als das gewöhnliche, aber für eine Sonde frei zugängig. Es kann auch gelegentlich fehlen; die verdünnte Partie im Kiemendeckel wurde jedoch auch in diesem Fall mit großer Deutlichkeit wahrgenommen."

Das heißt also: ohne daß in diesen Fällen ein Druck seitens der Extremität ausgeübt worden sein kann, da diese ja fehlt, und ohne daß andrerseits die spontane Lochbildung zum Durchbruch der

Extremität notwendig ist, also ohne daß sie Selektionswert besitzt, erfolgt sie dennoch in mehr oder weniger vollkommener Weise unter allen Umständen. Wir haben hier auf strukturellem Gebiet den Fall einer Disposition, der in seiner Beweiskraft wegen Ausschließbarkeit des Zuchtwahleinwandes dem Fall der Disposition zum Rhythmus der Tagesperiode bei Pflanzen gleichkommt, und der auch von BRAUS, der alle in Betracht kommenden Faktoren und Erklärungsmöglichkeiten in seiner Arbeit auf das genaueste analysiert hat, als „Reminiszenz an früher einmal stattgehabte Mechanomorphosen", also als Ausdruck der Vererbung einer Reizwirkung aufgefaßt wird.

Ich will hier nur kurz einen anderen Fall erwähnen, der zwar nicht so scharf umschriebene Anhaltspunkte liefert wie der BRAUS'sche, dafür aber dem Gebiet unserer eigenen persönlichen Erfahrung näher liegt. Die Haut unserer Fußsohle zeigt eine ungleich stärkere Verhornung als andere Hautstellen, die keinem so häufigen und starken mechanischen Druck ausgesetzt sind. In der Gegend des stärksten Druckes, an Ballen und Ferse, ist diese Verhornung am bedeutendsten und führt bei erwachsenen Männern, besonders wenn sie viel gehen und ein bedeutendes Körpergewicht besitzen, oft zur Bildung einer mächtigen Hornschwiele. Hört der Druck dauernd auf, wie es z. B. bei jahrelanger Bettlägerigkeit der Fall ist, so nimmt die Dicke der Hornschicht wieder ab; Kinder, je jünger sie sind, zeigen um so weniger von dieser Verhornung. Dieses Merkmal entfaltet sich also in gleichem Schritt mit dem durch die Funktion bedingten mechanischen Druck, und niemand wird widersprechen, wenn man diese Schwielenbildung am Fuß (ebenso übrigens auch an der Hand des Arbeiters, des Ruderers oder an anderen häufigem Druck ausgesetzten Körperstellen) als ein unmittelbares Reaktionsprodukt des Hautgewebes auf mechanischen Druck bezeichnet, das sich mit der Stärke der Einwirkung und der Länge ihrer Dauer bis zu einem gewissen Grade proportional verändert.

Bei äußerlicher Untersuchung der Haut der Fußsohle vor dem Eintritt der Funktion, also beim Neugeborenen und noch nicht gehenden Säugling, läßt sich keine Spur dieses Verhornungsprozesses erkennen. Die Haut erscheint weich und von anderen Hautpartien nicht verschieden. Verhielte sich das nun wirklich so, so würde dies ein sehr bemerkenswerter Fall von Nichtvererbung einer beständig während ungezählter Generationen aufgetretenen durch die Funktion bedingten Veränderung bedeuten.

Nun hat bereits der alte Anatom ALBINUS den ihn selbst überraschenden Fund gemacht, daß die Haut der Fußsohle und des Handtellers im Fötalleben die Haut anderer Körperstellen an Dicke übertrifft. Obwohl dieser Befund öfters zitiert worden ist, ist doch bisher eine genauere mikroskopische Untersuchung unterblieben, und in der modernen embryologischen und histologischen Literatur habe ich vergeblich nach präzisen Angaben gesucht, ja ich habe in dieser Spezialliteratur sogar jede Erwähnung der Tatsache vermißt. Ich habe deshalb diese Frage eingehender untersucht und gefunden, daß die Ausbildung der Sohlenhaut, schon vom

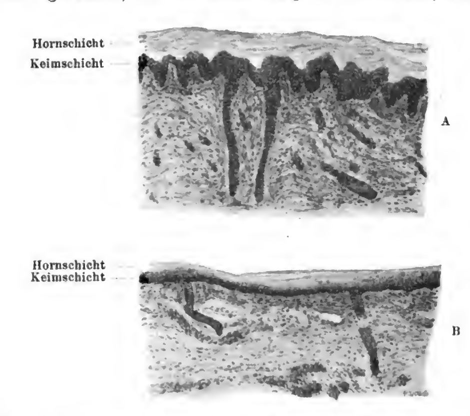


Fig. 1. A Schnitt durch die Haut der Fußsohle, B Schnitt durch die Haut des Fußrückens eines $7^1/_2$ Monate alten menschlichen Fötus bei 77facher Vergrößerung.

5. Monat des Fötallebens an, derjenigen anderer Hauptpartien z. B. des Fußrückens voraneilt und dabei durchaus den durch die funktionelle Inanspruchnahme vorgezeichneten Bahnen folgt. Auf eine genauere Darstellung kann ich hier verzichten, da demnächst die Resultate meiner diesbezüglichen Untersuchungen in einer besonderen Abhandlung veröffentlicht und durch eine größere Anzahl von Abbildungen erläutert werden sollen. Hier gebe ich deshalb nur die Abbildungen von je einem Schnitt durch die Haut der Ferse und des Fußrückens, die die enorme Differenz in der Ausbildung der Haut, sowohl ihrer Hornschicht als auch ihrer Keimschicht, bei

einem menschlichen Embryo im 7. Monat des Fötallebens vor Augen führen. In der ausführlichen Arbeit werde ich auch zeigen, daß den Argumentationen von SHATTOCK (1911), welcher Handteller und Handrücken eines neugeborenen Macacus untersucht hat, schon deshalb keine Bedeutung beizumessen ist, weil SHATTOCK der Hornschicht der Epidermis, auf die es bei der Schwielenbildung doch in erster Linie ankommt, überhaupt keine Beachtung geschenkt hat. Seine Abbildungen zeigen keine Andeutung von ihr, und er erwähnt sie im Text mit keinem Wort. Begnügt man sich aber nicht mit einer unvollständigen Untersuchung eines herausgegriffenen Einzelstadiums, sondern untersucht man alle Bestandteile der Haut in der ganzen Reihe der Entwicklungsstadien, so ergibt sich die erbliche Determination mit der größten Deutlichkeit.

Bei Vertretern gewisser Familien und Gattungen aus verschiedenen Säugetierordnungen findet man Schwielenbildungen der Epidermis, gewöhnlich verbunden mit mehr oder weniger vollständiger Haarlosigkeit, an Stellen, die regelmäßig besonderem Druck und besonderer Reibung ausgesetzt sind. Je nach der Stärke des Reizes, der hier wirksam ist, der Länge der Generationsreihen, um die es sich in jedem Falle handelt, wohl auch je nach der Stammeseigenart zeigt sich diese Schwielenbildung mehr oder weniger stark erblich fixiert. Sie erfolgt dann im individuellen Leben bis zu einem gewissen Grade auch ohne bzw. vor Einwirkung des betreffenden Druck- und Reibungsreizes, oder aber erfolgt doch wenigstens nach Eintreten desselben viel rascher und vollständiger, als es unter sonst gleichen Verhältnissen ohne das Vorhandensein einer erblichen Prädisposition zu geschehen pflegt. Wir schreiten bei unserer Aufzählung der Fälle von den weniger ausgeprägten zu denen vor, bei denen die erbliche Fixierung ohne weiteres klar hervortritt.

Haarlose Schwielen finden sich sowohl beim einhöckerigen als auch beim zweihöckerigen Kamel über dem Brustbein, über dem Olecranon, dem Carpus, dem Knie und den Knöcheln, also an Teilen, die in der häufig eingenommenen Ruhelage des Tieres besonders dem Druck und der Reibung ausgesetzt sind. Es sind haarlose Stellen, an welchen die Epidermis deutlich verdickt, hart, trocken und rissig ist. SHATTOCK (1911) fand bei einem älteren Kamelfötus keine Anlage dieser Bildungen an den betreffenden Stellen. Die Haut besaß an denselben dieselbe Behaarung wie anderwärts, und Epidermis und Corium waren nicht verdickt. Eine Andeutung aber fand sich doch: die Ausbildung eines Fettpolsters von 0,5 cm Dicke unter

der Stelle der späteren Sternalschwiele, das heißt derjenigen Schwiele, die am weitaus stärksten entwickelt wird, weil auf ihr das Hauptgewicht des Körpers ruht.

Auch bei einem 12 Tage alten baktrischen Kamel fand Shattock die betreffenden Stellen noch mit Haaren bedeckt und konnte bei Betastung keine Verdickung oder Verhärtung des Integuments daselbst wahrnehmen. Auf letzteres ist kaum etwas zu geben, weil sich, wie die Erfahrung lehrt, eine mäßige Verdickung der Epidermis nur durch Untersuchung mittels der Schnittmethode nachweisen läßt. Bei einer drei Monate später vorgenommenen Inspektion zeigten sich sämtliche Schwielen wohlentwickelt, und dies scheint mir bei der verhältnismäßig kurzen Frist, innerhalb welcher die Ausbildung stattfand, stark für das Vorhandensein einer besonderen Disposition, für Schwielenbildung an den betreffenden Stellen zu sprechen. Hierüber muß eine genaue Untersuchung der Entwicklung jener Schwielen während der ersten drei Lebensmonate, die bisher noch ganz fehlt, Auskunft geben.

Bei der Giraffe, die ebenfalls Carpalschwielen besitzt, untersuchte Shattock einen Fötus, der im 8. statt im 16. Monat geboren war, also erst die Hälfte eines Embryonallebens durchlaufen hatte. An der Stelle der späteren Carpalschwielen fand sich nicht Haarlosigkeit, sondern im Gegenteil eine ganz besonders starke und eigenartige Haarentwicklung, die Shattock mit den „Haarmatten" vergleicht, die sich über dem Carpus mancher Antilopen befinden. Das Corium war in diesem Bezirk verdickt, vielleicht in Korrelation zur Ausbildung besonders grober Haare im Bereich der Matte. Ältere Föten und neugeborene Tiere hat Shattock nicht untersucht und ebensowenig die Ausbildung der Schwielen nach der Geburt verfolgt. Ob also in den 8 noch folgenden Monaten bis zur Geburt irgendeine Vorbereitung zur Schwielenbildung angedeutet wird, und ob sich nach der Geburt eine bestimmte Disposition der betreffenden Stellen zeigt oder nicht, darüber wissen wir nichts.

Die Gesäßschwielen der Affen werden nach Shattock embryonal als haarlose auch jeder Haaranlage entbehrende Stellen angelegt. Die Epidermis über jenen Stellen ist embryonal noch nicht verdickt, doch weicht ihr Bau in eigentümlicher Weise von dem der übrigen Epidermis ab. Unter diesen Stellen kommen schon im Embryonalleben ansehnliche Fettpolster zur Ausbildung.

Shattock deutet die eben mitgeteilten Befunde in negativem Sinne. Was die sogenannten Gesäßschwielen der Affen anlangt,

so stimme ich mit ihm darin überein, daß sie, weil in den Dienst der Sexualität getreten, als reine Fälle überhaupt nicht verwertet werden können und deshalb von der Diskussion am besten ausgeschlossen werden. Für ganz unzulänglich für irgendeine Schlußfolgerung halte ich die Untersuchung eines einzigen Giraffenembryos im mittleren Entwicklungsstadium (8 Monate vor der normalen Geburt). Beim Kamel, wo wenigstens ein älteres Stadium untersucht wurde, fand sich immerhin schon eine embryonale Andeutung in der Ausbildung eines Fettpolsters unter der Sternalschwiele. Ferner scheint mir aber hier die postembryonale Entwicklung, die in 3 Monaten zur vollen Ausbildung aller Schwielen führt, entschieden für das Vorhandensein einer ausgesprochenen erblichen Disposition zu sprechen. Eine extensiv wie intensiv eingehendere Untersuchung als diejenige Shattocks wird also hier aller Wahrscheinlichkeit nach zu einem positiven Ergebnis führen. Das schönste Beispiel von erblicher Vorprägung von Druck- und Reibungsschwielen verdanken wir den Untersuchungen Leches (1902) am Warzenschwein (Phacochoerus). Die Warzenschweine zeichnen sich vor ihren Familiengenossen durch die eigentümliche Gewohnheit aus, daß sie, um bei der Wühlarbeit mit ihren riesigen oberen Eckzähnen den Boden aufzupflügen, sich auf die Handgelenke niederlassen und sich auf diesen mit den Hinterbeinen nachstemmend vorwärtsschieben. Im Zusammenhang mit dieser besonderen Inanspruchnahme ist es in der Haut über dem Carpus zur Ausbildung mächtiger, verhornter, jeder Haarbedeckung entbehrender Schwielen gekommen, die den übrigen Suiden, welche eine solche Körperstellung und Fortbewegungsart nicht kennen, ganz fehlen. Leche stellte nun nicht nur fest, daß die

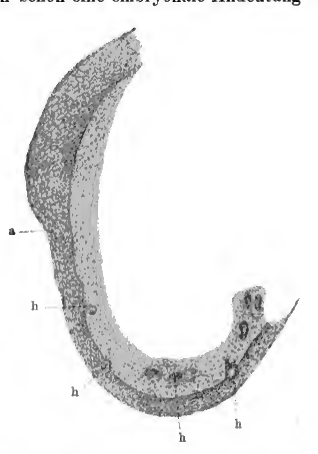


Fig. 2. Senkrechter Schnitt durch einen Teil der Carpalschwiele und ihrer Umgebung bei einem 18 cm langen Embryo des Phacochoerus africanus. a Grenze zwischen Schwiele und der angrenzenden Haut. h Haaranlagen. Nach Leche.

Carpalschwielen schon bei ganz jungen Tieren wohlausgebildet sind, sondern er fand, daß sie sich bereits beim 18 cm langen Embryo makroskopisch markieren. Die mikroskopische Untersuchung ergab, wie die vorstehende Abbildung zeigt, nicht nur die völlige Abwesenheit von Haaranlagen an dieser Stelle, sondern auch eine Verdickung der Epidermis um nahezu das dreifache der Dicke der umgebenden gewöhnlichen Körperhaut. Ich glaube, man kann dies als ein klassisches Beispiel einer erblich gewordenen, rein funktionellen Schwielenbildung bezeichnen, ein Beispiel, vor dessen positiver Beweiskraft Fälle ganz zurücktreten, in denen schwächere Schwielenbildungen sich nicht oder nur in schwächeren Andeutungen embryonal manifestieren.

Nur nebenbei möchte ich an dieser Stelle einer Tatsache Erwähnung tun, die von Kükenthal (1897) an dem von mir aus Australien mitgebrachten Dugong-Material ermittelt worden ist. Die Backzähne von Halicore dugong besitzen bei den erwachsenen Tieren glatte Flächen, während sie bei den jüngeren Embryonen Höcker tragen. Man nimmt an, daß das Verschwinden der Höcker und das Auftreten der Kauflächen lediglich und ausschließlich auf das Abschleifen beim Kauakt nach der Geburt zurückzuführen sei. Kükenthal fand aber bei dem ältesten meiner australischen Embryonen die Kauflächen schon sehr deutlich angedeutet und schloß daraus, daß sie einem Resorptionsprozeß in den Spitzen der Höcker ihre Entstehung verdanken. Seinen weiteren Schluß, daß, da eine Kaufähigkeit oder Druckwirkung im intrauterinen Leben ausgeschlossen werden muß, es sich nur um die Vererbung einer Funktionswirkung handeln kann, vermerke ich hier bloß. Der Fall steht so isoliert, und die ganze Sachlage ist so wenig einfach, daß es mir richtiger erscheint, ihn als einen zweifelhaften zu vermerken und von ihm wenigstens vorläufig als eigentliches Beweisstück keinen Gebrauch zu machen.

Alle die bisher besprochenen Fälle, mögen sich nun die ererbten Dispositionen in funktionellen oder strukturellen Eigentümlichkeiten manifestieren, haben das Gemeinsame, daß die betreffenden Veränderungen durch das Vorhandensein bestimmter Erregungen induziert worden sind, daß sie, wo es sich um funktionelle Veränderungen handelt, Wirkungen des Gebrauchs sind. Nun ist es aber eine bekannte Tatsache, daß auch der Fortfall sonst regelmäßig wirkender Reize sowie die Nichtbetätigung von Funktionen zunächst einmal beim Individuum selber, bei dem dieser Fortfall stattfindet, eine abändernde Wirkung ausübt. Erworbene

Fertigkeiten gehen z. B. bei Nichtgebrauch allmählich wieder verloren, und geradezu erstaunlich ist es, wie rasch die Gebrauchsfähigkeit eines Muskels leidet und ein struktureller Rückgang desselben eintritt, wenn er auch nur 4 bis 6 Wochen lang durch einen Gipsverband gänzlich außer Funktion gesetzt wird[1]. Es gibt eine große Anzahl von Beobachtungstatsachen, die meiner Ansicht nach nur die eine Deutung zulassen, daß diese Wirkung des Nichtgebrauchs bzw. des Fortfalls einer habituellen Reizung dann, wenn sie durch eine sehr große Anzahl von Generationen akkumuliert wird, sich auch erblich bemerkbar macht.

Von dem umfangreichen Tatsachenmaterial, das uns hierfür zu Gebote steht, kann ich hier nur einige Stichproben geben und führe zunächst die sehr beweisenden Beobachtungen und Versuche von J. T. Cunningham (1891, 1892, 1895) an. Die Plattfische (Schollen, Seezungen, Steinbutt) besitzen bekanntlich einen hochgradig abgeflachten Körper, und zwar findet diese Abflachung in der Querachse, nicht wie bei den Rochen in der Rücken-Bauchachse statt, so daß bei ihnen die linke (bei manchen Arten die rechte) Körperseite zur Unterseite (scheinbaren Bauchseite), die rechte zur Oberseite (scheinbaren Rückenseite) wird. Da die Tiere für gewöhnlich flach auf dem Meeresboden liegen, ist die Oberseite dem Lichte exponiert; sie ist stets pigmentiert. Die Unterseite, die dem Meeresboden aufliegt und dem Lichteinfluß so gut wie ganz entzogen ist, ist stets unpigmentiert. Die Jugendformen führen eine andere Lebensweise; sie schwimmen frei im Meere herum, sind zunächst bilateral-symmetrisch gebaut, durchscheinend und auf beiden Körperhälften gleichmäßig schwach pigmentiert. Ehe sie noch zur liegenden Lebensweise übergehen, also noch zu einer Zeit, in welcher sie gleichmäßig auf beiden Seiten

[1] Die Wichtigkeit der funktionellen Reizung auf die Erhaltung und das Wachstum der Teile geht auch aus der Tatsache hervor, daß Muskeltransplantationen nur unter der Voraussetzung funktioneller Reizung gelingen, worauf Roux zuerst aufmerksam gemacht hat, und was durch die Versuche von A. Schmid (Hat der Funktionsreiz einen Einfluß auf das Wachstum des transplantierten Muskelgewebes? Diss., Zürich 1909) bewiesen worden ist. Sehr interessant ist in dieser Beziehung auch die neuerdings von Kammerer (1912) gemachte Feststellung, daß ein im Licht gehaltenes Exemplar des Grottenolms (Proteus anguinus) sein verstümmeltes Auge binnen eines halben Jahres vollständig regenerierte, während ein im Finstern gehaltenes Exemplar keine Spur von Regeneration erkennen ließ. Bei Tieren mit nicht in Rückbildung begriffenen Augen erfolgt allerdings, wie Hesse bei Würmern, Herbst bei Krebsen nachgewiesen hat, eine Regeneration der Augen ebensowohl im Dunkeln wie im Hellen.

beleuchtet werden, beginnt die Rückbildung des Pigments auf der Seite, die später zur Unterseite wird.

Cunningham brachte nun eine Anzahl der Jugendformen von etwa 12 mm Länge, die noch ihre bilaterale Symmetrie besaßen, aber schon zu der Gewohnheit übergingen, sich auf die linke Seite zu legen, und bei denen bereits die Pigmentierung der rechten Seite (Oberseite) starke Fortschritte gemacht hatte, während die linke Seite (Unterseite) fast pigmentlos war, in ein Glasgefäß, das nur von unten durch einen Spiegel Licht erhielt, während jeder Lichteinfall von oben und von den Seiten ausgeschlossen war. Obwohl der Lichtreiz nunmehr nur auf die Unterfläche wirkte, erfolgte dort zunächst keine Pigmentbildung und nach $1^1/_2$ Monaten war diese Fläche noch so gut wie pigmentlos; die Oberseite dagegen, die unter diesen Verhältnissen abnormerweise des Lichtreizes entbehrte, entwickelte sich wie gewöhnlich weiter. Das Ausbleiben der Pigmententwicklung auf der Unterseite zeigte sich also als erblich fixiert, und die entsprechende Disposition widerstand sogar den längere Zeit und kräftig wirkenden äußeren Einflüssen. Erst nach zwei Monaten machte sich der Einfluß des Lichts auf die Unterseite durch Auftreten einer Pigmentierung namentlich längs der Rücken- und Bauchkante bemerklich, woraus hervorgeht, daß die Haut dieser Seite auch jetzt noch auf Licht mit Pigmentbildung reagiert.

Mit Recht bemerkt Plate (1908, S. 346) zu diesem Fall: „Daß die weiße Farbe der Blindseite einen Vorteil im Kampf ums Dasein bedeutet, ist nicht einzusehen. Die Möglichkeit einer blastogenen Variation aus inneren Ursachen, für die Morgan (1903, S. 259) eingetreten ist, ist abzulehnen, weil die verschiedenen Arten der Plattfische bald auf der linken, bald auf der rechten Seite liegen[1]). Sie haben also diese Besonderheit nicht von einer Stammform, sondern haben sie selbständig und unabhängig zu wiederholten Malen erworben. Von der Stammform übernahmen sie nur die Vorbedingung hierzu, die hohe schmale Körpergestalt, die sich rückbildende Schwimmblase u. a. Jene zufällige Keimesvariation müßte also ebenfalls zu verschiedenen Malen in gleicher Weise bei verschiedenen Arten eingetreten sein, was eine unmögliche Ansicht ist. Es bleibt also nur die Auffassung übrig, daß der Pigmentverlust durch den Lichtmangel als somatische Eigenschaft erworben, aber dann erb-

[1]) Dies könnte vielleicht von Nichtfachleuten mißverstanden werden. Es soll damit gesagt werden, daß bei einigen Arten der Plattfische die linke, bei anderen die rechte Körperseite dauernd und erblich zur Unterseite geworden ist.

lich und damit unter gewöhnlichen Verhältnissen unabhängig von der Belichtung wurde."

Für die erbliche Wirkung des Gebrauchs und Nichtgebrauchs besitzen wir in den Ermittlungen der Paläontologie und vergleichenden Anatomie ein freilich nicht experimentell fundiertes, dennoch aber keineswegs gering zu achtendes Beweismaterial. Es gibt ja heutzutage Biologen, die der Ansicht sind, nur experimentelle Tatsachen verdienten irgendwelche Beachtung, und man brauche sich um den Schatz von Einsichten überhaupt nicht zu kümmern, der von der deskriptiven und vergleichenden Forschung in mühevoller und gewissenhafter Arbeit zusammengetragen worden ist. Solche Überschätzungen der eigenen, Unterschätzung fremder Methoden gehören zu den Kinderkrankheiten junger, rasch aufschießender Wissenschaftsrichtungen. Das stammesgeschichtliche Beweismaterial ist in der angedeuteten Richtung ein so starkes und überzeugendes, daß die Paläontologen und vergleichenden Anatomen an dieser Auffassung fast durchweg mit größter Entschiedenheit festgehalten haben. Ich nenne von vergleichenden Anatomen hier nur Haeckel (1866, 1893, 1906), Gegenbaur (1892, 1898), Fürbringer (1888, 1909), aus der großen Zahl von Paläontologen vor allem Cope (1887, 1896, 1898) und verweise auf die kritische Behandlung, die Osborn (1888, 1889, 1891, 1893, 1912, S. 277) dieser Frage hat zuteil werden lassen, sowie endlich als eine Quelle reichen Materials auf die soeben erschienene Paläobiologie von Abel (1912). Zahlreiche botanische Beispiele, besonders auf dem Gebiet der Ökologie der Pflanzen, von denen einige (nicht alle) eine bedeutende Beweiskraft besitzen, sind kürzlich von Henslow (1908, vgl. auch sein früheres Werk 1895) zusammengestellt worden. Das hier in Betracht kommende Material ist viel zu umfangreich, um eine auch nur einigermaßen erschöpfende Aufzählung zu gestatten. Ich begnüge mich deshalb mit einer der Wirbeltierbiologie entnommenen Stichprobe.

Es ist eine bekannte Tatsache, daß das Auftreten mit voller Sohle nur einen langsamen Gang gestattet, und daß, je mehr die Lebensweise eine raschere Fortbewegung bedingt, um so mehr der ursprüngliche Sohlengang (Plantigradie) verlassen und zum Zehengang (Digitigradie) übergegangen wird, bis endlich bei den schnellsten und ausdauerndsten Läufern und Springern Hand und Fuß nur noch auf den Spitzen der Endphalangen ruhen, wobei pari passu die Nägel derselben sich umbilden, platt, hufähnlich, endlich zu wirklichen Hufen werden. Je schneller die

Fortbewegung, um so kleiner, sozusagen konzentrierter wird aber gleichzeitig auch der Umkreis der auftretenden Fläche, mittels welcher sich das Tier vom Boden abschnellt. Es benutzt dazu dann nicht mehr die sämtlichen Phalangen, sondern vorwiegend die zentral gelegenen und setzt die peripheren mehr und mehr außer Tätigkeit. Wir beobachten demgemäß in allen stammesgeschichtlichen Reihen, wie sich die peripheren Zehen mit allen ihren zugehörigen Organen, besonders ihrer Muskulatur mehr und mehr rückbilden.

Diese Rückbildung erfolgt in jeder Reihe durchaus selbständig. Bei den Unpaarhufern verfallen zuerst die 1. und 5. Zehe, dann die 2. und 4. der Rückbildung, so daß bei dem heutigen Pferde bekanntlich bloß die 3. Zehe funktioniert, während 1. und 5. ganz fehlen, 2. und 4. nur noch in den unbedeutenden Rudimenten der „Griffelbeine“ erhalten bleiben. Bei den Paarhufern geht an vorderer wie hinterer Extremität zunächst die 1. Zehe verloren (die übrigens auch bei den Unpaarhufern zuerst von der Rückbildung betroffen wird); dann werden 2. und 5. rudimentär, schließlich verschwinden sie und nur 2. u. 3. Zehe bleiben unter teilweisen Verschmelzungsvorgängen erhalten. Mit dieser Rückbildung der Zehen gehen Rück- und Umbildungsvorgänge der Vorderarm- und Unterschenkelknochen Hand in Hand.

Ganz parallele Vorgänge beobachten wir aber auch unter gleichen oder ähnlichen funktionellen Bedingungen in anderen weit entfernten Säugetiergruppen, wo sie sich natürlich ebenfalls ganz selbständig ausgebildet haben: so bei den springenden Nagetieren, z. B. dem dreizehigen Dipus (1. Zehe verschwunden, 5. Zehe ganz rudimentär, endlich bei den springenden Beuteltieren, wo die 4. Zehe als Sprungzehe funktioniert, die 1. verschwunden, 2., 3., 5. Zehe mehr oder weniger rudimentär geworden sind.

Ja selbst bei den Vögeln und sogar bei den Sauriern läßt sich dieselbe Wirkungsweise der Funktion beobachten. So haben sich unter den Laufvögeln bei den vollkommensten Läufern, den echten Straußen, die Zehen bis auf die 3. und 4. Zehe ganz rückgebildet, auch die 4. ist reduziert und funktioniert nur noch beim Stehen; die 3. Zehe ist zur eigentlichen Laufzehe geworden und trägt einen großen, breiten und stumpfen Nagel. Interessant ist auch der Übergang zu ausgeprägter Digitigradie, den man hier deutlich beobachten kann. Parallele Reduktionsvorgänge lassen sich bei Dinosauriern nachweisen. Auf eine genauere Darstellung dieser Dinge kann ich natürlich hier nicht eingehen, sondern verweise

auf die schönen Zusammenstellungen in der schon zitierten Paläobiologie ABELS (1912), die aber ihrerseits auch nur einen kleinen Ausschnitt aus dem riesigen und meiner Ansicht nach überzeugenden Material darstellen, welches Paläontologie und vergleichende Anatomie auf Schritt und Tritt für den umbildenden Einfluß der Funktion, und zwar sowohl des Gebrauchs wie des Nichtgebrauchs liefern.

Ausführlicher möchte ich schließlich nur noch auf die Resultate zweier in großartigstem Maßstabe durchgeführter Naturexperimente eingehen: die teilweise oder völlige Rückbildung der Augen unter dem Einfluß der Dunkelheit, die wir bei einem großen Teil der Bewohner der Tiefsee und bei der Mehrzahl der Bewohner von lichtlosen Grotten und Höhlen beobachten.

Was die Tiefsee anlangt, so finden wir unter den Vertretern der Fauna des Tiefseegrundes eine große Anzahl von Formen, bei denen sich alle Stadien der Verkümmerung der Augen bis zu ihrem gänzlichen Verlust nachweisen lassen. Unter den Crustaceen ist es bei einigen, z. B. bei den Eryoniden, zu einem Verschwinden jeder Spur von Sehorgan und Augenstiel gekommen. Bei anderen, so den Galateiden der Tiefsee, sind die Augen äußerlich noch wohlerhalten und nur etwas pigmentarm. Genauere anatomische Untersuchung zeigt aber eine so bedeutende Veränderung ihres inneren Baus, daß daraus ihre Funktionsunfähigkeit als Sehorgan hervorgeht, und sie als solches nicht mehr bezeichnet werden können.

Bei den Tiefseekrabben lassen sich nach DOFLEIN (1903, 1904) je nach der Spezies beziehungsweise auch je nach Standortsvarietät sehr verschiedene Grade der Augenrückbildung nachweisen. Bei solchen Formen, welche durch Vermittlung ihrer freischwimmenden Larven in jeder Generation die Möglichkeit haben, mit dem Licht in Berührung zu gelangen, erfolgt nach diesem Autor keine stärkere Rückbildung der Augen. — Weitgehender Rückbildung begegnet man auch bei den Grundfischen der Tiefsee.

Unter den pelagischen Tiefseeformen ist dagegen eine Verkümmerung der Augen viel weniger allgemein; immerhin wird sie bei vielen Crustaceen (Halocypriden, vielen Amphipoden, Sergestiden, pelagischen Eryoniden) beobachtet. Bei anderen pelagischen Tiefseeformen, die den verschiedensten Tierstämmen, wie Crustaceen, Cephalopoden, Fischen, angehören, tritt uns dagegen etwas anderes entgegen: die besonders hohe Ausbildung des Sehorgans zum „Teleskopauge“ und ähnlichem. Sie wird erklärlich durch die Tatsache, daß in der Tiefsee trotz der Abwesenheit des Tageslichts doch keineswegs ein absolutes Dunkel herrscht, oder besser, daß

in der dort herrschenden Nacht an vielen Stellen der Schein der zahlreichen, teilweise mit besonderen Leuchtorganen versehenen Organismen aufleuchtet.

Die Augen der Tiefseebewohner sind also sei es zu Schutz oder zu Trutz diesen ganz besonderen Beleuchtungsverhältnissen durch besonders hohe Ausbildung (z. B. Teleskopauge) angepaßt worden, oder sie haben ihre Funktion als Sehorgan verloren und werden dann infolge des Nichtgebrauchs auf allen Stadien der Rückbildung angetroffen.

Viel allgemeiner als bei den Bewohnern der Tiefsee ist die Verkümmerung der Augen bei der Bevölkerung der unterirdischen Höhlen, in denen der Lichtmangel ein viel vollständigerer ist, weil hier eine Phosphoreszenz wenigstens mit den gewöhnlichen infraspektralen Strahlen (wir kommen unten noch darauf zurück) absolut keine Rolle spielt. Wir beobachten hier bei Amphibien (Proteus, Typhlomolge, Typhlotriton), Fischen, Mollusken, Krebsen (z. B. Copepoden, Branchiopoden, Isopoden, Amphipoden, Dekapoden), Myriopoden, Arachniden, Pseudoscorpioniden, Thysanuren und Käfern alle Grade von Verkleinerung und Verkümmerung bis zu gänzlichem Schwund des Auges und endlich auch des Sehnerven und Ganglion opticum.

Daß daneben auch Höhlenbewohner mit scheinbar noch normalen Augen vorkommen, ist gegenüber dieser überwältigenden Fülle der Rückbildung in den verschiedensten Tiergruppen ohne weitere Bedeutung. Denn erstens müßte in jedem dieser Fälle erst durch genauere Untersuchung festgestellt werden, ob wirklich an diesen Augen noch keinerlei, auch keine innere Rückbildung eingesetzt hat, ähnlich wie bei den Tiefseegalateiden, wo wir sie oben erwähnt haben.

Zweitens muß auch berücksichtigt werden, daß bei manchen Käfern, bei denen die Männchen mit Augen versehen, die Weibchen aber blind sind, z. B. verschiedenen Arten der Untergattung Machaeritis, die Weibchen möglicherweise eine Phosphoreszenz besitzen, die, vom Männchen wahrgenommen, zum Auffinden des anderen Geschlechtes dient. Dieser Gedanke, den ich hier vermutungsweise auszusprechen wage, scheint mir durch unsere Tiefsee-Erfahrungen nahegelegt. Da meines Wissens bisher noch nie ein uns Menschen sichtbares Leuchten der betreffenden Käferweibchen beobachtet worden ist, so müßte untersucht werden, ob nicht ultraviolette, für uns unsichtbare Strahlen ausgesandt werden, die bekanntlich stark auf das Insektenauge wirken. Vielleicht ist überhaupt ein

Leuchten der Nachtinsekten in ultraviolettem Licht eine viel häufigere Erscheinung, als wir bisher ahnen[1]).

Endlich ist es klar, daß wir schon nach den Regeln der Wahrscheinlichkeit unter den Vertretern der Höhlenfauna auch Mitglieder finden müssen, die sich erst seit relativ kurzer Zeit unter den Bedingungen des Höhlendaseins befinden, so daß diese Bedingungen auf sie noch keine manifeste Wirkung ausgeübt haben. Schon an dieser Stelle möchte ich nämlich darauf hinweisen, daß man bei dieser Art der Rückbildung, die durch den Ausfall bestimmter Reiz- bzw. Erregungswirkungen bedingt wird, mit einer äußerst schwachen Induktion zu rechnen hat, deren Einfluß sich naturgemäß erst durch Wiederholung in einer sehr langen Reihe von Generationen bemerklich machen kann. Dies geht in sehr klarer Weise aus den Beobachtungen von R. Schneider und Viré sowie aus den bisher in dieser Richtung angestellten Experimenten hervor.

R. Schneider (1885) fand nämlich in den älteren Clausthaler Schächten eine dichte Bevölkerung von Gammarus pulex, die eine morphologische Veränderung der Augen im Sinne einer beginnenden Rückbildung erkennen läßt, wodurch sich diese unterirdisch lebende Rasse von Gammarus pulex der gänzlich blinden Grottenform Gammarus (Niphargus) puteanus nähert. Hierdurch aufmerksam gemacht versuchte Schneider auch eine entsprechende Zwischenform zwischen dem oberirdischen Asellus aquaticus und dem grottenbewohnenden augenlosen Asellus cavaticus aufzufinden, und dies gelang ihm (1887) auch nach längeren Bemühungen in den Freiberger Grubenrevieren in Stollenstrecken, welche jene Clausthaler Gruben an Alter um ein bedeutendes übertreffen. In einem der ältesten der Freiberger Schächte („Rote Grube“, die seit Menschengedenken nicht mehr befahren wird und etwa 400 Jahre alt sein dürfte) fand er ein abgeschlossenes Wasserbecken, das ausschließlich einen Asellus beherbergt, dessen Auge zwar noch aus 4 Becherocellen besteht, bei welchem die Glaskörper aber einer nicht zusammenhängenden Pigmentmasse nur noch locker eingefügt sind und auch zu der nur mangelhaft ausgebildeten Cornea in keiner engeren Beziehung mehr stehen.

Eine noch weitergehende Rückbildung fand Viré (1910), dem die Schneider'schen Befunde nicht bekannt geworden sind, bei seinen Untersuchungen über die Fauna der unterirdischen Gewässer des

[1]) Vielleicht ergibt sich daraus eine biologische Erklärung des Nach-dem-Licht-Fliegens der Nachtinsekten.

Pariser Beckens. Bei Asellus aquaticus aus den unterirdischen Gewässern der Seine fand er zuweilen Exemplare mit ganz rückgebildeten Augen; bei Asellus aus den natürlichen Quellen der Katakomben fehlten die Augen entweder ganz oder waren nur durch 4—5 rötliche Pigmentflecken vertreten, die an der Stelle der im übrigen völlig rückgebildeten Augen lagen. Bei dem typischen Asellus cavaticus ist jede Spur des Auges verschwunden.

Aus diesen Tatsachen geht deutlich hervor, daß eine verhältnismäßig lange Zeit — vom geologischen Standpunkt aus betrachtet sind ja allerdings einige hundert Jahre eine kurze Zeitspanne — und mithin eine sehr lange Reihe von Generationen erforderlich ist, damit auf Grund des bloßen Wegfalls sonst regelmäßig auftretender Erregungen nachweisbare erbliche Veränderungen auftreten. Kein Wunder, daß eine experimentelle Erzielung von erblichen Veränderungen durch Lichtentziehung bisher noch nicht geglückt ist und wohl nur bei Wahl günstiger Versuchsobjekte in absehbarer Zeit glücken wird. Payne (1910, 1911) hat 69 Generationen einer Taufliege (Drosophila ampelophila) im Dunkeln gezüchtet, ohne nachweisbare Veränderungen, sei es in der Färbung des Körpers, sei es in Struktur oder Funktion der Augen, zu erzielen. Freilich ist sein Objekt deshalb ungünstig, weil Insekten auch keinerlei somatische Reaktion auf Lichtentziehung erkennen lassen, selbst wenn man sie vom Eistadium an bei Lichtabschluß aufzieht. Man vermag bei ihnen im Gegensatz zu den meisten anderen Tieren auf diese Weise nicht einmal einen Einfluß auf das Hautpigment auszuüben. Zeigen doch nach Viré (1900, S. 98) selbst die vollständig blinden Höhlenkäfer in der Regel keine Minderung des Pigments ihrer Körperbedeckung.

Viel stärker reagieren dagegen die Crustaceen schon somatisch auf den Einfluß der Dunkelheit. Bei Asellus, Gammarus, Daphnien tritt, wenn man ein Individuum längere Zeit im Dunkeln hält, regelmäßig eine fortschreitende Depigmentation auf. Bei Gammarus und Asellus wird das Augenpigment davon nicht oder doch nur ganz schwach in Mitleidenschaft gezogen; bei Gammarus z. B. beobachtete Viré (1900, S. 100) nur das Auftreten von hellen Trennungslinien zwischen den Kornealfazetten. Dagegen findet bei Daphnia nach Kapterew (1910) — in einer neueren Publikation (1912) werden von ihm Einwände von Papanicolau (1910) zurückgewiesen — auf Dunkeleinfluß hin eine starke Depigmentation des Auges statt.

Kapterew gibt nun an, wiederholt beobachtet zu haben, daß die Nachkommen von Individuen mit depigmentiertem Auge, die

im Dunkeln zur Welt kommen, das auch bei ihnen zur Entwicklung gelangende Augenpigment schneller und stärker zum Zerfall kommen lassen, als die Jungen normaler Eltern. Ist diese Beobachtung richtig, so würde sie für eine erbliche Akkumulation des Dunkeleinflusses beweisend sein. Doch bedarf es nach des Autors eigener Meinung noch sorgfältiger spezieller Experimente, ehe sich eine bestimmte Aussage machen läßt. Ob bei Daphnien schon in verhältnismäßig kurzer Zeit ein Erfolg zu erzielen sein wird, muß die Zukunft lehren. Die oben mitgeteilten Beobachtungen von Schneider und Viré weisen darauf hin, daß derartige erbliche Veränderungen jedenfalls in der Regel nur ganz allmählich in außerordentlich langen Generationsreihen zu erreichen sein werden.

Wir haben uns hier also vorläufig lediglich auf die Ergebnisse der ökologischen Forschung zu stützen, aus denen hervorgeht, daß der dauernde Aufenthalt im Dunkeln bei den Vertretern der verschiedensten Tiertypen regelmäßig zu einer Rückbildung der Augen führt, daß aber der Grad dieser Rückbildung von dem zeitlichen Faktor, das heißt der Länge der im Dunkeln gezüchteten Generationsreihe abhängig ist. Eine andere Erklärung dieses Tatsachenkomplexes als durch die erbliche Wirkung des Lichtmangels scheint mir nicht möglich zu sein, wenigstens liegt für eine solche bisher nicht einmal mehr ein brauchbarer Versuch vor, seit Weismann selbst seine Erklärung dieser Tatsachen durch Panmixie aufgegeben und (1896, S. 59) zugestanden hat, seine Opponenten „waren auch im Recht, wenn sie die Panmixie, so wie ich sie bisher gefaßt hatte, nicht für eine ausreichende Erklärung des Verkümmerns und Schwindens nutzlos gewordener Teile hielten". Weismanns jetzige Erklärung des Phänomens durch „Germinalselektion" darf ich wohl auf sich beruhen lassen und verweise auf dasjenige, was ich früher (1907 A, S. 36) über die Germinalselektion gesagt habe, und was wohl die allgemeine Ansicht der Biologen, auch der weitaus meisten sonstigen Anhänger Weismanns ausdrückt.

Neuerdings hat endlich noch Cuénot (1911), ebenfalls unter Ablehnung einer direkten Wirkung des Lichtmangels, einen anderen Erklärungsversuch unternommen. Er geht davon aus, daß nur solche Geschöpfe, die schon von Hause aus in ihrem Lichtsinn Einbuße erlitten hatten, sich dem Höhlenleben anbequemt haben. Dies ist natürlich insofern richtig, als ausgesprochene Lichttiere in Höhlen verschlagen dort leichter zugrunde gehen werden und weniger Aussicht haben, eine dauernde Kolonie zu gründen, als Tiere, bei deren Lebensgewohnheiten die anderen Sinne die Haupt-

rolle spielen. Cuénot gibt selbst zu, daß diese Erwägung nicht ausreicht, um die höheren Grade der Augenreduktion zu erklären, die bei den Höhlentieren der verschiedensten Klassen und Ordnungen so überaus häufig sind. Hier muß noch etwas hinzukommen, und dieses Weitere ist nach Cuénot nicht eine unmittelbare, sondern eine mittelbare Wirkung des Lichtmangels: Die Ausschaltung der Augen bewirkt mittelbar eine stärkere Funktion der anderen Sinnesorgane (Geruch, Tastsinn) und durch diese wird korrelativ, sozusagen auf Grund einer Ökonomie des Organismus, eine Rückbildung der Augen herbeigeführt.

Ich kann mir nun glücklicherweise den Nachweis ersparen, daß diese Erklärung auf verschiedene, zum Teil recht künstliche und unwahrscheinliche Hypothesen aufgebaut ist, und daß sie im Grunde auch mit einer erblichen Wirkung des Gebrauchs operiert, obwohl sich dies bei Cuénot in ein etwas anderes Gewand kleidet. Denn ich bin in der Lage zu zeigen, daß die Grundannahme, die Behauptung, der Lichtmangel übe keinen direkten Einfluß auf den Schwund des Organs unrichtig ist. So sagt Cuénot (S. 450): „Effectivement, le développement ontogénétique des yeux des cavernicoles, d'abord normal, ne tarde pas à se ralentir puis à s'arrêter, ce qui semble indiquer qu'il y manque une excitation, non pas d'ordre externe, mais d'ordre interne, cérébral, comme s'il n'y avait pas assez de cellules pour parfaire le développement, alors que constamment les organs tactiles et olfactifs sont en progrès.“ Diese Anschauung läßt sich durch das Experiment widerlegen.

Der Grottenolm, Proteus anguinus, gehört zu den Höhlentieren, von denen Cuénot an der zitierten Stelle spricht, denjenigen nämlich, bei denen die Entwicklung der Augen zunächst normal einsetzt, sich dann verlangsamt und endlich — in diesem Falle auf dem Stadium der sekundären Augenblase — stillsteht. Es tritt hier sogar sekundär Rückbildung von bereits gebildetem auf; so wird die Linse zwar zellig angelegt, aber später ehe es zur Bildung von Linsenfasern kommt, völlig rückgebildet.

In einer glänzenden, durch 5 Jahre fortgesetzten Experimentaluntersuchung hat nun Kammerer (1912) gezeigt, daß Entwicklungsstillstand und Rückbildung im Gegensatz zu der Cuénot'schen Annahme von der Abwesenheit des Lichtreizes, also von einer „excitation d'ordre externe“ unmittelbar mitbedingt ist. Hielt er nämlich die Tiere von Geburt an in vollem Tageslicht (mit zeitweiliger direkter Besonnung) in Gefäßen, die keinerlei Lichtversteck boten, so unter-

blieb zunächst der normale Rückbildungsprozeß, und die Weiterentwicklung der Augen machte sogar Fortschritte. Allerdings bildet sich unter diesen Umständen binnen weniger Wochen eine starke Pigmentierung der Haut der Tiere aus, die auch vor dem Bezirk über der Augenblase nicht Halt macht, welcher bei Wirbeltieren mit normalen Augen als Cornea von jeder Pigmentierung verschont bleibt. Die hierdurch bedingte Verdunkelung der Augenblase genügte nun, um den Rückbilduugsprozeß des Organs wieder neu anzuregen.

Dieser Schwierigkeit wußte Kammerer in sinnreicher Weise dadurch Herr zu werden, daß er die Tiere zeitweilig bei rotem Licht hielt, wodurch dem Auge noch ein genügender Lichtreiz zugeführt, die Pigmentbildung aber verhindert wurde. Hielt er die Tiere während der ersten 18 Monate nach der Geburt abwechselnd 2 Wochen in vollem Tageslicht und 1 Woche in rotem Licht, so konnten sie von da an ganz bei Tageslicht gehalten werden, weil dann die Pigmentationsfähigkeit des Cornealbezirks so gut wie erloschen war. Bei so behandelten Tieren beobachtet man vom zweiten Jahre an eine entschiedene Vergrößerung der zunächst noch unter der Haut versteckten Augen; im dritten Jahre hat das Auge die Oberfläche erreicht und wölbt die Epidermis unter starker Verdünnung uhrglasförmig vor. Im vierten Jahre ist eine unverkennbare Cornea entstanden.

Nach 5jährigem Aufenthalt am Licht erreicht das Auge eine Größe, die mit derjenigen der lichtlebenden Perennibranchiaten übereinstimmt; seine Durchmesser übertreffen diejenigen der im Dunkeln gehaltenen Olme um das vierfache. Auch in seiner inneren Ausbildung unterscheidet sich dies vergrößerte Auge kaum noch von den funktionierenden „Lichtaugen" der kiemenbesitzenden Schwanzlurche. Die Augenkapsel ist in Sclera und Cornea, die Aderhaut in Chorioidea und Iris (mit Pupille) differenziert, vordere und hintere Augenkammer und Glaskörper haben sich ausgebildet. Die Linsenanlage hat, statt sich zurückzubilden, eine enorme Menge von Linsenfasern entwickelt und hat in der Länge um das 18fache, in der Breite um das $12\frac{1}{2}$fache zugenommen. Diese wohlentwickelte Linse ist mittels Zonula am jetzt ebenfalls vollkommen ausgebildeten Ciliarkörper befestigt. An den Sehzellen der Netzhaut haben sich zwei wohl unterscheidbare Formen von Außengliedern (Stäbchen und Zapfen) ausgebildet, die an der Retina des Dunkelauges von Proteus nie zur Entwicklung gelangen; sie tauchen teilweise in das Pigment eines typisch ausgebildeten Tapetum ni-

grum. Ein Vergleich der beiden untenstehenden Abbildungen (nach Kammerer) wird alles dies noch sinnfälliger machen. Die eine (A) stellt einen Meridionalschnitt durch das Auge eines sehr jungen, im Dunkeln gehaltenen Olms dar, das sozusagen auf der Höhe der Ausbildung des Dunkelauges steht, da es Teile wie die Linsenanlage besitzt, die sich bei weiterem Dunkelaufenthalt noch rückbilden würden. Die andere (B) stellt einen entsprechenden Schnitt durch das Auge eines Olms dar, der 5 Jahre lang dem Tageslicht (anfangs abwechselnd mit roter Beleuchtung) ausgesetzt worden war.

Diese enorme Weiterentwicklung über den Entwicklungsgrad des Dunkelauges hinaus ist lediglich durch den 5 Jahre hindurch fortgesetzten Lichtreiz erzielt worden, Teile, wie z. B. die Linsenfasern,

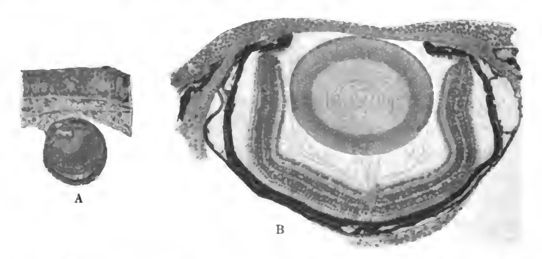


Fig. 3. A Meridionalschnitt durch das Auge eines sehr jungen Proteus aus der Dunkelheit bei 48facher Vergrößerung (ältere Dunkeltiere haben stärker rückgebildete Augen). B Meridionalschnitt durch das Auge eines am Tageslicht (abwechselnd mit roter Beleuchtung) gehaltenen Proteus bei derselben Vergrößerung. Nach Kammerer.

die Stäbchen und Zapfen der Netzhaut, sind dabei zur Ausbildung gelangt, die im Dunkelauge auf keinem Stadium auch nur angedeutet sind, und Cuénots Ansicht, daß die ontogenetische Rückbildung nicht mit der Abwesenheit des Lichtreizes zusammenhänge, ist dadurch direkt widerlegt. Auch eine Erklärung der Rückbildung durch Panmixie oder Germinalselektion läßt sich damit nicht in Einklang bringen. Ferner beweisen diese Untersuchungsergebnisse auf das klarste, daß bei Proteus die Augenreduktion sicherlich nicht in Form von größeren Sprungvariationen erfolgt ist, daß weder das „Gen“ für die Bildung der Linsenfasern noch dasjenige für die Bildung der Stäbchen und Zapfen verloren gegangen ist, sondern daß die Reduktion sich ohne eigentlichen „Gen“-Verlust ganz allmählich vollzogen hat. Ich komme auf diesen Punkt noch im 11. Kapitel zurück.

Mancher wird vielleicht angesichts der Möglichkeit, die volle Wiederausbildung innerhalb einer Generation zu erzwingen, auf den Gedanken kommen, es sei bei der Augenrückbildung von Proteus überhaupt kein erblicher Faktor im Spiele, sondern es handle sich um eine lediglich durch die äußeren Bedingungen regulierte, nicht erbliche „Modifikation". Dies wäre aber eine ganz falsche Auffassung. Bei anderen Geschöpfen — ich erinnere z. B. an Drosophila, — bewirkt doch ein Dunkelaufenthalt von vielen Generationen noch keine morphologische Rückbildung des Auges; bei Proteus dagegen genügt schon eine so leichte Verdunkelung, wie die Pigmententwicklung in der deckenden Haut sie mit sich bringt, um die Entwicklung zum Stehen zu bringen, die Rückbildung einzuleiten. Die Reaktionsnorm ist also hier im Vergleich zur normalen Augenentwicklung in außerordentlicher Weise verändert, es hat sich eine erbliche Tendenz zum Entwicklungsstillstand und zur Rückbildung des Auges ausgebildet, und diese Tendenz kann nur durch lange fortgesetzte kräftige Lichtreize unter sorgfältiger Vermeidung jeder längeren Verdunkelung ausgeschaltet werden. Meiner Ansicht nach darf man auch der weiteren Schlußfolgerung den höchsten Grad von Wahrscheinlichkeit beimessen, daß diese Tendenz sich auf Grund des durch sehr viele Generationen andauernden Fortfalls dieser Reize und des dadurch bedingten Ausfalls der Funktion entwickelt hat.

Zusammenfassend können wir sagen: Die Tatsache der Augenverkümmerung bei den meisten Höhlentieren, die Art dieser Rückbildung, ihre Abhängigkeit von der geschichtlichen Dauer des Dunkellebens also der Zahl der beeinflußten Generationen (Befunde Schneiders, Ergebnisse der bisher allerdings erst in ihren Anfängen vorhandenen Zuchtexperimente), endlich die wichtigen experimentellen Ermittelungen Kammerers am Proteusauge lassen nur die eine Deutung zu: daß die Rückbildung der Augen bei Höhlentieren unmittelbar durch den Faktor der Lichtentziehung und des damit verbundenen Fortfalls aller funktionellen Erregungen bedingt ist, daß eine äußerst langsame Akkumulation der Wirkung in der Reihe der Generationen stattfindet, und daß auf diese Weise eine ganz allmählige erbliche Veränderung hervorgebracht wird.

Dieses Resultat ist nur eine besonders vollständige und besonders überzeugende Bestätigung einer von der Paläontologie, vergleichenden Morphologie und Ökologie der Tiere und Pflanzen in unzähligen Fällen gemachten Erfahrung. Ich erinnere an die allmählige Reduktion der peripheren Zehen bei den Lauftieren, an

die Verkümmerung der Flügel bei Vögeln aus den verschiedensten Ordnungen, die ozeanreiche Inseln bewohnen[1]), an die Rückbildung aller möglichen Organe sobald dieselben durch parasitische Lebensweise ihrer Besitzer funktionslos geworden sind. Diese letztere Erscheinung läßt sich in vollkommen gleicher Weise bei Tieren wie bei Pflanzen aus den verschiedensten Klassen und Ordnungen beobachten. Ein Zusammenklang zahlloser Tatsachen, denen keine einzige widersprechende gegenübersteht, bestätigt also den Satz, daß Fortfall der Funktion eines Organs, durch lange Generationsreihen fortgesetzt, unweigerlich wenn auch nur ganz allmählich zur erblichen Rückbildung dieses Organs führt.

[1]) Vgl. Ch. Darwin, Variieren der Tiere und Pflanzen, 1873, 1. Bd., S. 319.

Fünftes Kapitel.

Vererbungsmöglichkeit der Folgen von Verletzung.

Wir haben in den vorangehenden Abschnitten bereits ein bedeutendes empirisches Material kennen gelernt, das gewichtige Belege für die Vererbung von Reiz- beziehungsweise Erregungswirkungen bietet, aus dem sich aber auch ergibt, daß in sehr vielen Fällen die Vererbung viel zu abgeschwächt ist, um ohne Akkumulation der Reizeinwirkung durch eine große Reihe von Generationen hindurch oder ohne besonders günstige Konstellation (Reizeinwirkung während einer „sensiblen Periode" der Keimzellen) sich für uns in hinreichender Deutlichkeit zu manifestieren.

Wenn wir nun bisher vorwiegend solche Fälle als Belege herangezogen, in denen die ersten Einwirkungen auf längst vergangene Generationen stattgefunden haben, auf die Voreltern der Akazien, Mimosen und Bohnen, der Gänseblümchen und Calendula, der Unken, der augenlos gewordenen Tiefsee- und Höhlentiere, so entzieht sich in allen diesen Fällen ein überaus wichtiger Teil des in diesem Licht betrachteten Vorgangs der experimentellen Kontrolle. Dieser Mangel in der Beweiskette wird keineswegs dadurch vollständig ausgeglichen, daß andere Glieder dieser Kette auf dem Versuchswege entdeckt worden sind und jederzeit experimentell nachgeprüft werden können, wie wir dies z. B. im Falle der Vererbung eines tagesperiodischen Rhythmus bei den Pflanzen, ferner der Entstehung des Perforationslochs in der Wand des Kiemendeckels der Unken bei Abwesenheit der durchbrechenden Extremität und noch in verschiedenen anderen Fällen gesehen haben. Die eigentliche S c h a f f u n g der betreffenden Dispositionen mußte hier doch immer in letzter Linie e r s c h l o s s e n werden, in den erwähnten Fällen auf Gründe hin, die mir persönlich völlig durchschlagend erscheinen, denen ein prinzipiell Abgeneigter aber, wenn er einen erfinderischen Kopf besitzt, doch immer Gegengründe und Zweifel entgegenstellen kann. Deshalb bin auch ich der

Ansicht, daß es zur Probe aufs Exempel solcher Fälle bedarf, in denen jede einzelne Phase des ganzen Vorgangs, vor allem der Zustand vor Eintritt der Reizwirkung sowie der Vollzug der Reizung selbst genau untersucht und unter steter experimenteller Kontrolle gehalten werden kann. Um strengen Anforderungen an eine experimentelle Beweisführung zu genügen, ist in jedem einzelnen Fall die Erfüllung folgender Bedingungen erforderlich:

1. Die Untersuchung der Elterngeneration vor Eintritt der betreffenden Reiz- beziehungsweise Erregungswirkung und gegebenenfalls die Feststellung durch Kontrollzüchtungen, daß bei Ausbleiben der Einwirkung auch regelmäßig die betreffende Manifestation auf dynamischem oder strukturellem Gebiet ausbleibt.

2. Der Vollzug der Reizeinwirkung und die Feststellung des Eintritts der betreffenden Manifestation bei der Elterngeneration.

3. Die Feststellung des Eintritts der betreffenden Manifestation bei den Nachkommen der so vorbehandelten Generation, ohne daß diese Nachkommen der entsprechenden Einwirkung jemals selbst unterworfen wären, oder aber der Nachweis, daß die Manifestation nach Eintritt der Einwirkung bei ihnen auffallend viel leichter erfolgt (Erhöhung der Disposition).

Indem ich mich nunmehr zur Darstellung des Tatsachenmaterials wende, das in allen seinen Teilen einer experimentellen Nachprüfung zugänglich ist, will ich im ersten Teile des vorliegenden Kapitels dasjenige Gebiet behandeln, auf dem die Versuche in einem bestimmten, wie ich gleich hervorheben will, unserer Problemstellung zuwiderlaufenden Sinne negativ ausgefallen sind. Schon die gewöhnliche Erfahrung lehrt, daß sich Verstümmelungen und traumatische Deformationen als solche nicht vererben, und das Experiment bestätigt diese Erfahrung.

Ich will meine Behandlung dieses Gegenstandes mit einem Zitat aus meiner früheren Arbeit über unser Thema einleiten, in dem ich mich in diesem speziellen Punkte vollkommen an WEISMANN angeschlossen habe. Ich sagte dort (1907 A, S. 3), ausgehend von der Zeit vor dem Auftreten WEISMANNS[1]): „Das Material, welches

[1]) Wie kritisch sich übrigens auch in dieser Frage von Anfang an CHARLES DARWIN verhalten hat, kann man daraus ersehen, daß er in seinem Essay von 1844 gleich in dem einleitenden Kapitel folgendes schrieb: „Es liegt kein hinreichender Grund zu der Annahme vor, daß Verletzungen, Deformationen durch mechanischen Druck, selbst wenn durch Hunderte von Generationen fortgesetzt, oder daß irgendwelche durch akute Krankheiten hervorgerufene Veränderungen vererbt werden." (CHARLES DARWIN, Fundamente zur Entstehung der Arten, Leipzig 1911.)

damals als ‚Beweis' für die Vererbung erworbener Eigenschaften angesehen und allgemein zitiert wurde, bestand größtenteils aus einer Sammlung unbeglaubigter Anekdoten: Eine Kuh, welche sich angeblich ihr Horn abgestoßen hatte, warf ein Kalb mit mißbildetem Horn; ein Stier mit verstümmeltem Schwanz produzierte schwanzlose Kälber; eine Frau mit mißgebildetem Daumen erzeugte Kinder mit ähnlichen Mißbildungen. Ohne Prüfung wurde in allen diesen Fällen angenommen und weiter berichtet, der Defekt bei den betreffenden Eltern sei durch einen Unfall hervorgebracht worden und den Eltern nicht etwa schon angeboren gewesen oder bei ihnen im postembryonalen Leben spontan erfolgt, woraus auch auf eine angeborene Anomalie hätte geschlossen werden können. Gerade worauf es ankam, die sichere Feststellung des Unfalls, der traumatischen Erwerbung der Fehlbildung bei den Eltern fehlte durchweg, und hier konnte die berechtigte Kritik Weismanns einsetzen und eine große Masse Spreu aus der wissenschaftlichen Literatur und den Köpfen der Fachleute und Laien fortfegen. Obendrein bewies er noch auf experimentellem Wege, daß man ganze Reihen von Generationen in frühester Jugend in bestimmter Weise verstümmeln kann, ohne daß der so erzielte Defekt dadurch ein erblicher würde. Er tat dies, indem er 22 aufeinanderfolgende Generationen von weißen Mäusen, jedesmal bald nach der Geburt, der Schwänze beraubte. Nicht in einem einzigen Fall wurde ein Junges mit verkürztem oder gar rudimentärem Schwanz geboren. Alles zusammengenommen zeigte Weismann durch seine Kritik und seine Experimente, daß es keinen einzigen beglaubigten Fall der Vererbung von Verstümmelungen gibt, auch nicht auf solchen Gebieten beabsichtigter und unbeabsichtigter Experimente (Verstümmelung von weißen Mäusen und von Ratten, Verstümmelung der Füße bei Chinesinnen, Beschneidung, regelmäßiges Stutzen der Schwänze bei gewissen Schafen und Hunden), auf denen die Verstümmelung durch lange Reihen von Generationen fortgesetzt worden ist [1]).

[1]) Ich sehe jetzt, daß ich mit obiger summarischer Beurteilung unserer Kenntnisse über die Vererbung traditionell bzw. rituell geübter Verstümmelungen etwas voreilig gewesen bin. Besonders gilt dies für die Beschneidung, in bezug auf die einiges Material vorliegt, bei dessen Beurteilung ich durch folgende Angaben Weismanns (1892 A, S. 526 Anm.) beirrt worden bin: „In bezug auf die Zirkumzision muß dieser Satz dahin erläutert werden, daß zwar allerdings bei den Völkern mit ritueller Zirkumzision einzelne Kinder mit schwach entwickeltem Präputium geboren werden, daß dies hier aber nicht öfter vorkommt, als bei anderen Völkern, bei welchen Zirkumzision nicht üblich ist. Ziemlich umfassende statistische Untersuchungen haben zu diesem Ergebnis geführt. Vgl. den aus-

führlichen Bericht über die statistische Znsammenstellung von Dr. ASCHERSON und diejenige von Dr. ZIFFER in Budapest, gegeben von BONNET". — Aus den Mitteilungen von BONNET geht aber der hier behauptete statistische Nachweis nicht im entferntesten hervor. BONNET sagt (1888 [1889], S. 24): „Jedenfalls steht soviel fest, daß bei näherer Untersuchung dort, wo man auf den ersten Anblick gänzlichen Mangel der Vorhaut anzunehmen geneigt ist, nur ein Teil derselben fehlt. Meist ist doch wenigstens das innere Vorhautblatt vorhanden und deckt einen Teil der oberen Seite der Eichel, und Dr. B. H. AUERBACH bezeugt, daß er unter vielen hundert Kindern gar manche scheinbar beschnittene, aber nie ein wirklich beschnitten Geborenes mit totalem Defekt der Vorhaut gesehen habe. Auch Dr. ZIFFER in Budapest schreibt: Unter 550 bisher vorgenommenen Zirkumzisionen ist mir ein totaler Defekt des Präputiums nur in 2 Fällen vorgekommen . . . hingegen kamen partielle Defekte ziemlich oft, etwa 18mal, vor, namentlich in der Form, daß die vordere Öffnung des Präputiums so weit ist, daß es ganz leicht über die Glans reponiert werden kann, oder es war das Präputium auf zwei seitliche Lappen beschränkt. Dieselbe Deformität ist auch nach Prof. Dr. SCHWEINFURTH unter der mohammedanischen Bevölkerung Agyptens nicht unbekannt, und es gibt da eine besondere Benennung für diesen angeborenen Mangel, nämlich tohur-el-melâika = „Beschneidung durch Engel", eine Bezeichnung, die wohl an die von den Juden überkommene Tradition anknüpft, nach welcher diese Eigenschaft eine besondere göttliche Bevorzugung bedeute, wie denn auch nach der moslemischen Tradition die drei großen Propheten Musa (Moses), Isa (Christus) und Mohammed beschnitten geboren sein sollen. Den nach alledem bei Juden und Mohammedanern bisweilen vorkommenden Vorhautdefekt mit der Beschneidung in Kausalzusammenhang zu bringen, wäre man aber, wie Dr. ASCHERSON richtig bemerkt, erst dann berechtigt, wenn eine vergleichende Statistik bei unbeschnittenen Völkern, z. B. den christlichen Neugeborenen in Europa, ein erheblich selteneres Vorkommen des fraglichen Mangels nachweisen würde". Wir sehen aus diesem Zitat, daß eine vergleichende Statistik, aus der ein gleich häufiges Vorkommen eines Vorhautdefektes bei beschnittenen und bei unbeschnittenen Völkern hervorginge, entgegen der Behauptung von WEISMANN bis jetzt noch gar nicht vorliegt. Auch die zuweilen zitierte „historische Notiz" von ROTH (1884) enthält nicht die leiseste Andeutung einer solchen, und VIRCHOW hat deshalb später wiederholt die Zusammenstellung einer zuverlässigen Statistik als ein dringendes Desiderat bezeichnet. DARWIN gibt in der 2. Auflage von „Animals and Plants under Domestication" Vol. 1, S. 559 eine Mitteilung des Assistent-Residenten Dr. RIEDEL aus Celebes wieder, wonach bei den dortigen Mohammedanern angeborene Anomalien des Präputiums häufig sind. Bei einer weiteren Verfolgung dieser Frage müßten Juden und Mohammedaner getrennt behandelt werden, weil bei den letzteren, wie auch DARWIN hervorhebt, die Beschneidung in einem viel späteren Alter vorgenommen wird, als bei ersteren, und die Zeit in welcher eine Einwirkung stattfindet, für ihre etwaige erbliche Übermittelung von größter Bedeutung ist (TOWERS „sensible Periode der Keimzellen"). Ferner müßte bei einer erneuten Untersuchung die Frage nicht nach dem erblichen Vorkommen des Defekts als solchem sondern nach dem erblichen Vorkommen von Reaktionen auf den Reiz also von Wachstumsanomalien verschiedener Art gestellt werden, wie solche ja übrigens nach den obigen Angaben ZIFFERS auch bei den Juden verhältnismäßig häufig beobachtet werden.

Bestätigt wurden die Weismann'schen Experimente durch gleichlautende Versuchsergebnisse von Ritzema Bos (1891), J. Rosenthal (1891) und anderen. Diese Versuche sind insofern nicht ganz vollständig, als die Experimentatoren sämtlich das betreffende Trauma möglichst unmittelbar nach der Geburt gesetzt haben. Nun wissen wir durch die unten noch ausführlich zu besprechenden Versuche Towers, daß bei den von ihm untersuchten Käfern eine „sensible Periode“ der Keimzellen existiert, während welcher ihre Reizempfänglichkeit ungeheuer gesteigert und eine erblich fortwirkende Induktion bei ihnen deshalb zu dieser Zeit unendlich viel leichter zu erreichen ist, als zu anderer Zeit. Es gibt eine Anzahl von Gründen dafür, daß bei den Wirbeltieren die Verhältnisse ähnlich liegen. Bei allen Vererbungsexperimenten an Vertretern der betreffenden Tierklassen muß deshalb in Zukunft diesem zeitlichen Faktor gebührend Rechnung getragen, das heißt, der Zeitpunkt, in welchem die Einwirkung erfolgt, muß entsprechend variiert werden.

Ich sage dies mehr im allgemeinen und in bezug auf die fernere Anstellung solcher Experimente, die wie die in der zweiten Hälfte dieses Kapitels zu behandelnden für unser Problem wirklich in Frage kommen; bei den uns jetzt beschäftigenden ist dies, wie wir gleich sehen werden, nicht der Fall.

Denn wir untersuchen hier die Frage, ob sich unter günstigen Umständen eine Vererbung von bei der Elterngeneration erfolgten und (besondere Ausnahmefälle abgerechnet) bereits bei ihr durch bestimmte Reaktionen oder eine Änderung ihrer Reaktionsfähigkeit manifestierten Reiz- bzw. Erregungswirkungen nachweisen läßt (vgl. oben S. 9). Ist nun aber ein traumatischer Defekt oder eine traumatische Deformation eine Reaktion auf einen Reiz? Selbstverständlich ist er das nicht. Eine Reaktion ist die aktive Antwort des Organismus auf den Eingriff; ein traumatischer Defekt aber ist eine Folge des Eingriffs, bei der sich der Organismus, soweit es sich z. B. um das daraus resultierende Fehlen dieses Gliedes handelt, durchaus passiv verhält. Ein traumatischer Defekt bedingt zwar eine Veränderung des Organismus, aber dies ist keine reaktive Veränderung, die bei einer in die Tiefe gehenden Auffassung unseres Problems allein in Frage kommt.

Selbstverständlich reagiert auch der Organismus seinerseits auf den Eingriff einer Verstümmelung aber — indem wir hier zunächst nur von seiner Hauptreaktion sprechen und die Erörterung der verschiedenartigen sekundär durch die Verwundung

bedingten Reizwirkungen auf nachher verschieben — nicht der Defekt ist seine Reaktion, sondern sozusagen das Gegenteil davon: der Ausgleich des Defekts oder wenigstens Schritte, um diesen Ausgleich durchzuführen. Diese Reaktion darf als Hauptreaktion jedes Organismus auf einen derartigen Defekt bezeichnet werden, und wenn dieselbe in einigen wenigen hochorganisierten Tierklassen von Erreichung einer gewissen Altersstufe an nur noch unvollkommen zum Ziele führt oder im ersten Anlauf stecken bleibt, so sind dies der Gesamtheit der Lebewesen gegenüber seltene Ausnahmen.

Zu diesen Ausnahmen gehören in erster Linie die höheren Wirbeltiere und ferner auch die höheren Insekten nach Erreichung des Imagostadiums. Immerhin reagieren noch viele Vögel (Storch, Papagei, Specht, Huhn, Gans, Ente usw.) auf Verlust des Schnabels mit völliger Regeneration dieses bedeutenden Defekts. Die Säugetiere sind im postfötalen Leben nicht mehr imstande, ein verlorenes Glied zu regenerieren, aber kleinere Ausfälle werden auch bei ihnen noch ersetzt, und es gibt bei ihnen kein Gewebe oder Organ (mit Ausnahme des Gehirns, bei welchem es bloß zur Narbenbildung kommt) das nicht auf die Setzung eines kleineren Defekts mit Regeneration antwortete. Die Ganglienzellen nehmen zwar einen „Anlauf" zur Regeneration[1]), erreichen aber das Ziel der Regeneration nicht. Während des Fötallebens besitzen aber auch die Säugetiere ein viel bedeutenderes Regenerationsvermögen (vgl. z. B. G. Tornier, Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde, Berlin 1908, S. 195). Ebenso reagieren auch die höheren Insekten auf die Setzung sehr großer Defekte (Fühler, Augen, Mandibeln, Taster, Beine, Schwanzanhänge, Flügelanlagen) mit Regeneration, wenn die Verstümmelung vor dem Eintritt in das Imagostadium vorgenommen wird, während im Imagostadium nur noch kleinere Defekte ersetzt, verloren gegangene gegliederte Anhänge aber nicht mehr regeneriert werden. Selbst für diese Ausnahmefälle gilt also der Satz, daß die Antwortsreaktion des Organismus auf den durch äußeren Eingriff bewirkten Verlust eines Teils darin besteht, diesen Verlust so weit wie möglich auszugleichen. Im Pflanzenreich geschieht dies in der Regel nicht durch direkte Regeneration, sondern andersartige, aber zu demselben Ziele führende Ausgleichsreaktionen (Adventivbildungen).

Wir dürfen also als allgemeingültigen Satz hinstellen, daß die Reaktion des Organismus auf die Setzung eines Defekts in der

[1]) Vgl. D. Barfurth. Regeneration und Transplantation in der Medizin, Jena 1910.

Ausgleichung desselben oder wenigstens in einem Anlauf zu einer solchen Ausgleichung besteht. Der Defekt als solcher kann zwar natürlich als eine Veränderung des Zustandes des Organismus oder auch als eine „erworbene Eigenschaft" bezeichnet werden, aber nur, wenn man diese Worte in einem unserer Fragestellung zuwiderlaufenden Sinne braucht. Bei letzterer handelt es sich um reaktive Veränderungen, um Eigenschaften, die sich als Reaktionsprodukte des Organismus darstellen, und das sind traumatische Defekte und Deformationen nicht. Ihre Nichtvererbung gibt also auf die von uns bei Formulierung unseres Problems gestellte Frage keine Antwort.

Etwas anderes aber ist es mit sekundär an den Eingriff sich anschließenden wirklich reaktiven Veränderungen. Sie fallen in den Bereich unserer Frage, und da solche sekundären reaktiven Veränderungen in der Tat vorkommen, haben wir auf sie unser Augenmerk zu richten[1]).

Ich erwähne hier zuerst die zahlreichen zufällig gemachten Einzelbeobachtungen, die, an sich betrachtet, den Gedanken an eine Vererbung einer traumatisch induzierten Veränderung nahelegen. Ich erinnere z. B. an den von Darwin mitgeteilten Fall eines Amerikaners,

---

[1]) In diesem Sinne ist in Zukunft auch eine Erscheinung genauer zu untersuchen, die in den bisherigen Diskussionen nur im Sinne des Defekts an sich behandelt worden ist: die Tatsache, daß die Zerreißung des Hymens, obwohl in ungezählten Generationen stets von neuem wiederholt, doch nicht zu einer Beseitigung dieser Bildung geführt hat. Hier liegt eine falsche Fragestellung vor. Ganz unberücksichtigt blieb infolgedessen auch bisher die wichtige embryologische Tatsache, daß der ventrale Abschnitt des Hymens und eine wechselnd große Partie im weiteren Umfange des Introitus vaginae häufig der Resorption anheimfällt (vgl. Bühler, Entwicklung der Kopulationsorgane in Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre, III 2, S. 845, 1906), wodurch sich die häufigen Varietäten in der Form des Hymens, darunter die seltenere des gefransten Hymens, H. fimbriatus, die Defloration vortäuschen kann, erklären. Diese Prozesse erinnern an die von Braus (vgl. oben S. 26) beobachteten, regelmäßig auftretenden Resorptionsvorgänge an bestimmten Stellen des Peribranchialraums der Frosch- und Krötenlarven, die zur spontanen Bildung einer verdünnten Stelle, zuweilen sogar eines Perforationslochs, führen. Die dünne, leichtzerreißbare Beschaffenheit des Hymens erhält sich übrigens, wie schon Spigelius wußte, nur während des ersten Teils des weiblichen Lebens und macht nach Eintritt des Klimakteriums einer lederartigen Zähigkeit Platz. Wie man sieht, gewinnt der Gegenstand bei genauerem Zusehen ein ganz anderes Gesicht. Dringend notwendig sind daher erneute, tiefer eindringende Untersuchungen, die auch die Möglichkeit eines nicht von vornherein auszuschließenden Nutzwerts dieser nicht nur beim Menschen, sondern auch bei Affen, Ungulaten und Carnivoren vorkommenden Bildung zu berücksichtigen hätten.

J. P. Bischop aus Perry, dem in den Knabenjahren von der Kälte die Haut beider Daumen bösartig aufgesprungen war, womit sich eine langdauernde Erkrankung und Anschwellung der Daumen verband. Nach der Heilung der akuten Krankheit blieben die Daumen verunstaltet und ihre Nägel dauernd seltsam schmal, kurz und dick. Zwei seiner Kinder hatten ähnlich mißbildete Daumen, und auch in der folgenden Generation zeigten sich bei den Töchtern mißbildete Daumen an beiden Händen. Oder ein Fall wie der folgende: Dr. Manfred Fraenkel[1]), ein Arzt, der sich speziell mit Röntgentherapie beschäftigt, unterwarf ein vier Tage altes Meerschweinchen einer Röntgenbestrahlung. Es traten darauf ein auffallender Haarausfall an einer bestimmten Stelle des Kopfes, außerdem noch konstitutionelle Veränderungen ein, auf welch letztere ich nicht weiter eingehe. Bei sämtlichen Nachkommen (bisher liegt nur die erste Generation vor) kehrte nun an genau derselben Stelle der Stirn der haarlose Fleck wieder, den die Stammesmutter als sichtbare Röntgenschädigung zurückbehielt.

In diesen beiden Fällen wie in zahlreichen anderen ähnlicher Art[2]) wird die Annahme gemacht, daß der Defekt beim Vorfahren lediglich und ausschließlich durch den äußeren Eingriff hervorgerufen worden sei. Bewiesen ist das aber in keiner Weise. Vielleicht war eine pathologische Beschaffenheit der Daumenhaut dem J. P. Bishop bereits angeboren, vielleicht besaß das von Fraenkel bestrahlte Kaninchen bereits einen kahlen Fleck oder auch nur die Disposition, einen solchen zu bekommen, schon vor der Bestrahlung als angeborene Eigentümlichkeit. Es ist klar, daß hier nur planvoll durchgeführte Experimente an einem größeren, vor dem Eingriff sorgfältig untersuchten Material, dessen Aszendenz genau bekannt ist, und das durch unbeeinflußt bleibende Parallelzuchten kontrolliert werden kann, jede Möglichkeit einer Täuschung durch zufälliges Zusammentreffen anzuschließen vermögen. Immerhin bin ich der Ansicht, daß uns solche Einzelbeobachtungen, die wie gesagt in großer Zahl vorliegen, zu einer gewissen Vorsicht bei der Einnahme eines radikal negierenden Standpunktes mahnen sollten. Es ist nicht ganz unmöglich, daß es eines ganz besonderen und deshalb sehr seltenen Zusammentreffens von Ablauf einer starken reaktiven Erregung einerseits und sensibler Periode der Keimzelle

[1]) Vgl. Verhandlungen der Deutschen Röntgen-Gesellschaft Bd. VII. Hamburg 1911, S. 98.

[2]) Ausführlicheres darüber findet man bei Thomson (1908) sowie besonders Delage (1903).

andrerseits bedarf, damit auf diesem Wege eine Induktion der letzteren zustande kommt. Das entscheidende Wort aber hat hier natürlich einzig und allein das planvoll durchgeführte Experiment zu sprechen.

Experimentelle Untersuchungen über das erbliche Verhalten von reaktiven durch Verletzungen ausgelösten Veränderungen liegen auf verschiedenen Gebieten vor. Wir wenden uns zunächst zu den frühsten Forschungen dieser Art. Es ist möglich, durch Nerven- oder Medullarverletzungen sekundär Verbildungen der Extremitäten, Erkrankungen und Verunstaltungen des äußeren Ohres, Ptosis, Exophthalmus usw. zu erzielen, und Brown-Séquard (1850-1892) sowie sein Schüler Dupuy (1875), die diese sekundären Folgen von Verletzungen bei Meerschweinchen studierten, haben deren Vererbung behauptet. Schon Romanes (1892), der sich in bezug auf andere, gleich zu besprechende Beobachtungen an Brown-Séquard angeschlossen hat, konnte eine Vererbung von Verunstaltungen der Hinterbeine von Meerschweinchen infolge von Ischiadicusdurchschneidung, obwohl er sie durch 6 Generationen wiederholte, nicht bestätigen. Man hat diesen ganzen, fast durchweg nur in Form flüchtiger Notizen veröffentlichten Beobachtungen Brown-Séquards niemals recht getraut, und dieselben sind wohl von keiner Seite als brauchbare Dokumente angenommen und verwertet worden. Immerhin war eine Nachprüfung notwendig, und es ist ein besonderes Verdienst von Maciesza und Wrzosek (1911 B) sich dieser Mühe unterzogen und gezeigt zu haben, daß durch die bisherigen experimentellen Untersuchungen, die Brown-Séquard'schen inbegriffen, ein einwandfreier Beweis nicht geliefert worden ist, daß die durch Verletzung des Ischiadicus hervorgerufene Verunstaltung der hinteren Extremitäten bei Meerschweinchen auf ihre Nachkommen erblich übertragen werden kann. Dasselbe gilt für weiße Mäuse[1]), bei denen mehrere aufeinanderfolgende Generationen der

---

[1]) V. Hammerschlag (Zuchtversuche mit japanischen Tanzmäusen; Archiv für Entwicklungsmechanik, 32. Bd., 4. Heft, 1911) beobachtete den Fall, daß eine männliche japanische Tanzmaus, die einer größeren seiner Zuchten entstammte, ein Hinterbein durch Gangrän infolge Abschnürung verlor. Von diesem Männchen stammte ein Wurf von 4 Tanzmäusen, die sämtlich mißbildet waren, und zwar bestanden die Anomalien im wesentlichen in Verkürzung des Schwanzes sowie in Mißbildung verschiedener Extremitäten. Eine Erblichkeit in weiteren Generationen ließ sich nicht beobachten. Es handelt sich hier möglicherweise nur um ein zufälliges Zusammentreffen. — Die Ergebnisse von Moussu (1903), der nach Leber- und Nierenverletzung beim Kaninchen analoge Veränderungen bei den Nachkommen auftreten sah, sowie ähnliche Beobachtungen von Charrin und Delamare (1906) bedürfen, ehe sie irgendwie verwertet werden können, dringend der Nachprüfung

Verletzung unterworfen wurden. Ebensowenig konnte die Vererbung einer durch Nervendurchschneidung hervorgerufenen Ptosis oder einer Gestaltveränderung des Ohrs beobachtet werden.

Während man den ebenerwähnten Angaben Brown-Séquards von jeher äußerst skeptisch gegenübergestanden hat, verhält es sich mit einem seiner Ergebnisse anders: der experimentellen Erzeugung der Meerschweinchenepilepsie. Erleiden Meerschweinchen schwerere Verletzungen des Gehirns oder der Medulla, werden ihnen größere Nerven (z. B. der Ischiadicus) durchschnitten oder abgeschnürt, Glieder amputiert, so treten bei ihnen, allerdings nur vorübergehend, Zustände auf, während welcher Anästhesie einer Hautpartie am Hals und am Gesicht (auf der Seite der Verletzung) auftritt. Nach mechanischer Reizung des genannten Hautbezirks treten zuerst inkomplette und nach einiger Zeit auch komplette epileptische Anfälle auf. Die letzteren bestehen in tonisch-klonischen Krämpfen, welche zuerst ohne, dann mit Trübung des Bewußtseins verlaufen, und die nach ihrem Ablauf noch von Bewußtseinstrübungen gefolgt sind. Wie Maciesza und Wrzosek (1911 A) angeben, verliert sich mit der Zeit wieder die Anästhesie und mit ihr die Möglichkeit, komplette Anfälle auszulösen. Bei inkompletten Anfällen besteht nur eine leichte Seitwärtsdrehung des Rumpfes, besonders aber des Halses nach der Seite der gereizten Hautstelle, wobei sich der Kopf dem Becken nähert. Gleichzeitig führt die hintere Extremität eine Reihe sehr schnell aufeinanderfolgender Bewegungen aus, die lebhaft an Kratzbewegungen erinnern. Das der operierten Seite entsprechende Auge ist geschlossen und in den gleichseitigen Gesichtsmuskeln treten einige Kontraktionen auf.

Brown-Séquard gibt nun an, daß bei den Nachkommen von Meerschweinchen, bei denen die Epilepsie auf traumatischem Wege erzeugt worden ist, komplette Anfälle ausgelöst werden können, ohne daß bei ihnen ein neuer Eingriff stattgefunden hätte. Westphal (1871), der seine Beobachtungen nur an einem kleinen Material anstellte, teilt mit, daß es ihm bei einigen nichtoperierten Nachkommen künstlich epileptisch gemachter Meerschweinchen gelungen sei, abgeschwächte, das heißt inkomplette Anfälle hervorzurufen. Andrerseits geben Obersteiner (1875), Dupuy (1875), Romanes (1895) das Auftreten von kompletten Anfällen bei einigen der nichtoperierten Nachkommen an. Sommer (1900) dagegen erhielt durchaus negative Resultate; freilich fußen seine Ergebnisse nur auf einem sehr kleinen Material, nämlich 23 Nachkommen operierter

Tiere, während Obersteiner an einem größeren und Brown-Séquard sogar an einem unvergleichlich größeren Material gearbeitet hat.

Neues Licht ist auf diese Frage aber neuerdings durch die ebenso sorgfältige wie objektiv-kritische Arbeit von Maciesza und Wrzosek (1911 A) gefallen, auf deren Lektüre ich alle diejenigen verweisen muß, die sich näher für diesen Gegenstand interessieren. Um hier kurz ihre Hauptresultate zu referieren, so gelang es ihnen bei keinem der 82 Nachkommen, bei deren Eltern die Epilepsie künstlich hervorgerufen war (in 17 Fällen bei beiden Eltern), komplette Anfälle am nichtoperierten Tier hervorzurufen. Bei 33 von diesen Tieren gelang allerdings die Hervorrufung inkompletter Anfälle. Dies ist aber nicht von entscheidender Bedeutung, weil Kontrollversuche an 17 Meerschweinchen, die von völlig gesunden, nie operierten Eltern abstammten, die Tatsache ergaben, daß auch bei 8 Tieren unter ihnen, seien es schwächere, seien es deutlicher ausgeprägte, inkomplette Anfälle durch Reizung der Haut am Hals und Gesicht hervorgerufen werden konnten.

Ein positives Resultat trat allerdings auch bei den Experimenten dieser beiden Forscher hervor. Sie beobachteten eine gewisse Steigerung der Disposition für die Epilepsie bei den Nachkommen derjenigen Meerschweinchen, bei denen die kompletten Anfälle auf operativem Wege hervorgerufen worden waren, denn diese Krankheit konnte bei der Nachkommenschaft solcher Tiere nicht unerheblich früher hervorgerufen werden als bei den Nachkommen gesunder, nichtoperierter Meerschweinchen.

Den Schluß auf die Vererbung einer spezifischen Reizwirkung möchte ich aber hieraus noch nicht ziehen, wie es auch Maciesza und Wrzosek nicht tun. Es ist wohl sicher, daß die schweren Eingriffe, die die Epilepsie der Eltern hervorrufen, stets eine erhebliche konstitutionelle Schwächung zur Folge haben. Daß so geschwächte Eltern auch konstitutionell geschwächte Junge zur Welt bringen, ist eine sicher festgestellte Tatsache, die von niemandem, auch von den ausgesprochensten Gegnern der Vererbung „erworbener Eigenschaften" nicht in Abrede gestellt wird. Diese Annahme, die sich für den eben behandelten Fall auch noch durch einige Beobachtungstatsachen wahrscheinlich machen läßt (vgl. Maciesza und Wrzosek, 1911 A, S. 155), genügt aber zur Erklärung der von diesen Autoren beobachteten Steigerung der Disposition für Epilepsie. Es ist also möglich, daß es sich hier nur um eine Art von Keimverderbung, um eine Blastophthorie, wie Forel es genannt hat, handelt.

Die typische Antwortreaktion auf die Setzung eines Defekts ist, wie wir sahen, ein Regulations- bzw. Regenerationsvorgang, der auf eine Ausgleichung des Defekts hinausläuft. In manchen Fällen führt er nur unvollkommen zum Ziele, in selteneren (Säugetiere, Insekten auf späteren Entwicklungsstadien) unterbleibt er nahezu ganz. Es kommt aber auch, wie Barfurth und Piana zuerst bei Amphibien festgestellt haben, vor, daß bei Formen, bei denen gewöhnlich normal regeneriert wird, unter Umständen eine abnorme Regeneration, und zwar eine Superregeneration erfolgt. Tornier hat gezeigt, daß durch Anbringung der Verletzung in ganz bestimmter Art mit Regelmäßigkeit Gabelung der Gliedmaßen, Polydaktylie (Amphibien), Verdopplung der Schwanzenden (Amphibien, Reptilien) erzeugt werden kann.

Tornier (1904, 1905) hat nun die Frage untersucht, ob experimentell hervorgerufene überzählige Bildungen vererbt werden. In den 5 Fällen, in denen Tornier Amphibien (Axolotl) mit ansehnlich ausgebildeten überzähligen Bildungen (Doppelschwänze, gegabelte Extremitäten) untereinander paarte (1905), ergab sich bei den zahlreichen Nachkommen keine Vererbung der bei den Eltern vorhandenen überzähligen Teile. Hier liegt also ein negativer Befund, allerdings nur in einer Generation, vor, wobei noch zu bemerken ist, daß die Zahl der angestellten Versuche klein und die Zeit der Setzung der Defekte bei den Eltern nicht systematisch variiert worden ist. Übrigens verwahrt sich Tornier selbst (1905, S. 281, 282) ausdrücklich dagegen, in dieser Frage ein endgültiges Urteil abzugeben.

Auch Przibram berichtet über negative Ergebnisse in dieser Richtung bei seinen Untersuchungen an Mantiden. Die an Stelle der normalen fünfgliedrigen Tarsen regenerierten vier- (oder weniger) gliedrigen Tarsen dieser Heuschrecken traten bei der Deszendenz nicht wieder auf. Vielmehr hatten alle Nachkommen mit Ausnahme eines einzigen zweifelhaften Falles, bei dem es sich wahrscheinlich um eine während des Embryonallebens erhaltene Verletzung handelte, normale fünfgliedrige Tarsen.

Diesen negativen Ausfällen des Experiments stellt sich aber neuerdings ein äußerst wichtiger positiver gegenüber und verändert damit den ganzen Tatbestand. Durch jahrelang fortgesetzte Versuche ist es Kammerer bei einem wirbellosen Tiere, der Ascidie Ciona intestinalis, gelungen, die regelmäßige Vererbung einer spezifischen Verstümmelungsreaktion nachzuweisen. Schneidet man diesen Ascidien die beiden Siphonen ab, so regenerieren sie dieselben;

da aber der durch die Verstümmelung gesetzte Reiz ein abnormes Längenwachstum bedingt, erhalten die regenerierten Siphonen eine exzessive Länge. Die Nachkommen derartiger Ascidien entwickeln dann aber, ohne ihrerseits von neuem einer Verstümmelung unterworfen worden zu sein, wiederum exzessiv verlängerte Siphonen. Es liegt hier also die Vererbung einer typischen Antwortreaktion auf die Verstümmelung in durchaus spezifischer Form vor.

Die ausführliche Publikation dieser grundlegenden Versuche durch den erfolgreichen Experimentator, dem wir schon so viele und wichtige Aufschlüsse verdanken, wird voraussichtlich demnächst erfolgen.

Zum Schluß berichte ich noch über einige sehr interessante Verstümmelungsversuche bei Pflanzen, bei denen allerdings die Reaktion auf die Verstümmelung keinen so spezifischen Charakter besitzt, wie in den eben erwähnten Versuchen Kammerers. Klebs (1906, 1909) arbeitete nicht ausschließlich mit Verstümmelungsreizen, sondern ließ daneben noch andere Einflüsse, wie reichliche Ernährung sowie Warmhaltung der betreffenden Pflanzen mitwirken. Das Hauptobjekt seiner neuesten Versuche (1909) war Sempervivum acuminatum, das reichlich gedüngt und in Warmbeeten kultiviert wurde. Sobald die Rosetten Infloreszenzen mit blühenden Zweigen gebildet hatten wurden diese Blütenzwickel abgeschnitten; aus den Blattachseln des Infloreszenzstumpfs entwickelten sich neue Blüten. An diesen „neogenen“ Blüten trat eine Fülle der mannigfachsten Veränderungen zutage, vor allem starke Abweichungen in dem Zahlenverhältnis der Blumen-, Staub-, Fruchtblätter, Apetalie, Petaloidie der Staubblätter, Zwischenformen zwischen Staub- und Fruchtblättern, Zwischenformen zwischen Blattrosetten und Blüten. Von diesen Pflanzen wurden einige ausgewählt, und eine Anzahl der veränderten Blüten mit dem eigenen Pollen oder doch mit dem Pollen desselben Individuums befruchtet. Bei den so erzielten Nachkommen nun trat nach mehrjähriger Kultur ein Teil der Abweichungen der Mutterpflanze spontan, d. h. bei Kultur unter gewöhnlichen Gartenbedingungen an den zuerst entstehenden Blüten auf. Dabei fand eine Art Trennung der so induzierten Veränderungen statt. Bei dem einen Exemplar waren nur die Zahl und die Stellung der Glieder verändert; bei dem zweiten war eine mehr oder weniger vollständige Umwandlung der Blüten in Rosetten erfolgt. Diese beiden Exemplare zeigten in fast allen Blüten die Petaloidie. Einige Variationen der Mutterpflanzen, wie besonders die Apetalie, waren dagegen bei den Nachkommen nicht nachweisbar.

Bei diesen Versuchen lassen sich die Anteile, die die drei Faktoren: Verstümmelung, reichliche Ernährung, Warmhaltung, an dem erreichten Resultat gehabt haben, nicht mit aller wünschenswerten Schärfe voneinander trennen. Auch kann man gegen sie einwenden, daß die benutzten Pflanzen Sempervivum-Bastarde gewesen sind, so daß hier infolge der Bastardierung eine unreine Note in das Experiment gekommen ist. Glücklicherweise besitzen wir aber in der ausgezeichneten Arbeit von Blaringhem (1907) eine Experimentaluntersuchung, bei der ersterer Zweifel vollkommen fortfällt, weil bei seinen Versuchen lediglich mit Verstümmelung gearbeitet und die Versuchspflanzen, hauptsächlich Zea Mays pennsylvanica, im übrigen unter gewöhnlichen Bedingungen kultiviert wurden. Die Verstümmelung bestand in der Mehrzahl der Versuche entweder in einer queren Durchtrennung des Haupthalms oder in einer Längsspaltung oder endlich in einer Torsion desselben um seine Achse. Je hochgradiger die Verstümmelung war, um so größer war auch die Zahl der Pflanzen, die auf dieselbe mit Ausbildung von Anomalien reagierte; auch erwies sich dieser Erfolg als abhängig von der Zeit, in der die Verstümmelung erfolgte; am größten war er in der Zeit des stärksten Wachstums. Die auf Grund der Verstümmelungen sich ergebenden Anomalien sind äußerst manigfacher Art und betreffen Stengel wie Blätter, bewirken eine Umwandlung von Infloreszenzen in vegetative Rosetten, von Blütenteilen in Deckblätter, Staubblättern in Fruchtblätter, Fruchtblättern in Staubblätter usw., sie ziehen eine Vermehrung der Knospen, eine vielfältige Veränderung ihrer Deckblätter, endlich auch eine Veränderung der Früchte nach sich.

Die Nachkommenschaft der so veränderten Pflanzen erwies sich zum größten Teil als normal. Daneben aber fanden sich Abkömmlinge, die, ohne ihrerseits eine Verstümmelung erlitten zu haben, in abgeschwächtem Maße dieselben Abweichungen zeigten, welche bei den Eltern durch die Verstümmelung induziert worden waren. Bei einigen waren diese Abweichungen erblich vollkommen fixiert, so daß Blaringhem durch Weiterzüchtung neue und vollkommen beständige Varietäten isolieren konnte. Es sind die Varietäten Zea Mays var. pseudoandrogyna und Zea Mays var. semipraecox. Besonders interessant ist das plötzliche Auftreten einer elementaren neuen Art, die Blaringhem Zea Mays praecox nennt. Nebenbei sei erwähnt, daß derselbe Forscher ganz ähnliche Resultate auch noch bei anderen Pflanzen, Hordeum distichum und tetrastichum, Sinapis alba, später

(1908) auch bei Spinacia oleracea erzielt hat. Neuerdings (1911) erzielte Blaringhem durch Verstümmelungsreiz eine weitere Anomalie beim Mais, das Auftreten von gekrausten Blättern, die sich als partiell erblich erwies.

Man hat gegen diese Untersuchungen eingewendet, es habe vielleicht in der Vorfahrenschaft der verwendeten Maispflanzen, von denen Blaringhem ausging, ein ganzes Bündel reiner Linien gesteckt, welche durch die Stammbaumkultur des Experimentators getrennt wurden, „deren Anomalien aber durch die Verwundungen verstärkt werden". Ich ziehe es vor, die Beseitigung der hier angeregten Zweifel ferneren Untersuchungen zu überlassen und möchte nur die Frage stellen: Ist nicht durch die Annahme einer erblichen Verstärkung von Anomalien, selbst wenn dieselben bereits in schwächerer Form genotypisch vorhanden gewesen sein sollten (was an sich nur Hypothese ist), eine erbliche Induktion durch die von der Verstümmelung ausgelösten Reaktionen zugegeben? Bei dieser Erklärungsweise kommt man also nicht um die Induktion der Keimzellen herum. Eine Ausdehnung der Untersuchungen auf sonst geeignete Objekte, die man durch Selbstbefruchtung fortpflanzen, also in reinen Linien züchten kann, wird geeignet sein, hier volle Sicherheit zu schaffen.

Sechstes Kapitel.

Positive Ergebnisse von Zuchtexperimenten.

In diesem Kapitel gebe ich eine Übersicht über diejenigen Experimente, bei denen durch äußere Eingriffe der verschiedensten Art eine erbliche Veränderung der Nachkommenschaft erzielt worden ist. Man könnte bei der Darstellung dieses Materials den Versuch machen, eine Einteilung nach dem einen oder dem anderen Gesichtspunkt durchzuführen. Man könnte z. B. entweder ganz allmählich entstehende (sogenannte kontinuierliche) Veränderungen von sprungweisen (sogenannten Mutationen) unterscheiden; oder solche Veränderungen, die sich absolut konstant vererben von solchen, die früher oder später wieder schwinden; oder endlich solche Veränderungen, die durch direkte Einwirkungen auf die Keimzellen zustande gekommen sind, von solchen, bei denen dies nicht der Fall ist. Derartige Einteilungen sind aber, wie uns die analytische Untersuchung in den folgenden Kapiteln zeigen wird, nicht durchzuführen. Denn auch die kontinuierlichen Veränderungen erfolgen in gewissem, später zu erläuterndem Sinne in Sprüngen. Ebensowenig kann man, wie wir sehen werden, die Konstanz oder Inkonstanz als absolutes Unterscheidungsmerkmal verwenden. Und die Entscheidung, ob bei einer erblichen Veränderung eine direkte elementar-energetische, nicht erregungs-energetische Einwirkung auf die Keimzellen stattgefunden hat oder nicht, ist gerade der springende Punkt, um den sich heute der Streit der Meinungen dreht. Er ist mit den bisherigen experimentellen Methoden gar nicht ohne weiteres zu entscheiden und bedarf einer weitgehenden Analyse, zu der wir erst im Laufe der späteren Abschnitte schreiten können.

Indem ich deshalb von derartigen undurchführbaren Einteilungen absehe, begnüge ich mich mit einer bloß stofflich geordneten Wiedergabe und wende mich zunächst zu der Frage der erblichen Akklimatisation von Pflanzen. Die ersten planmäßigen Zuchtversuche in dieser Richtung verdanken wir F. C. Schübeler (1862, 1873

1885). Sie fallen in die fünfziger Jahre des vorigen Jahrhunderts. Verpflanzt man Getreide (Schübeler arbeitete mit Weizen, Gerste, Mais) aus südlicheren Breiten in nördlichere, so ist die Belichtung, der es in den Sommermonaten täglich im Norden ausgesetzt ist, eine längerdauernde, seine Vegetationszeit verkürzt sich deshalb dort, es gelangt früher zur Reife. Das umgekehrte ist der Fall, wenn man es vom Norden in den Süden versetzt. Diese Veränderung zeigt sich erblich fixiert. Im Laufe von wenigen Generationen vermochte Schübeler auf diese Weise z. B. die Vegetationszeit von aus Deutschland (Eldena) bezogenem Sommerweizen durch Kultur in Christiana um volle 4 Wochen zu verkürzen. Vergleichende Anbauversuche mit nordischem Getreide in Poppelsdorf, Proskau, Hohenheim, Kulturversuche von Körnicke, Schindler und Wettstein haben die Resultate Schübelers in der Hauptsache bestätigt, und ein Versuch N. Willes (1905, S. 568), ihren Wert herabzusetzen, ist deshalb als bedeutungslos zu bezeichnen, weil Wille nachgewiesenermaßen die Kulturversuche Schübelers überhaupt übersehen und geglaubt hat, dieser Autor ziehe seine Schlüsse nur aus Berichten anderer sowie aus den Angaben eines alten schwedischen Journals. Dem ist aber nicht so. Wir haben in Schübeler vielmehr denjenigen zu verehren, der vor 60 Jahren zuerst in unserer Frage den experimentellen Weg beschritten hat. Des weiteren führt Wille S. 568 aus, „daß man im südlichen Norwegen, wo man im Herbst keine Nachtfröste zu fürchten hat, das Getreide so lange stehen läßt, bis es vollständig reif ist. — Im Flachlande des südlichen Norwegens erntet man im allgemeinen nicht eher, bis alles reif ist, und da die spätreifenden Ähren oft schwere Körner enthalten, werden gerade diese hier ins Saatkorn gelangen und sich im folgenden Jahre vermehren.“ Nun hat ja aber doch Schübeler gerade im Flachlande des südlichen Norwegens, nämlich in Christiania, seine Kulturen angestellt, und die Möglichkeit einer durch zu frühes Ernten bedingten Auslese der frühreifen Individuen würde also bei diesen Versuchen laut Willes eigenen Angaben ganz fortfallen. — Dennoch ist die Möglichkeit nicht in Abrede zu stellen, daß bei den von Wille übersehenen Kulturversuchen Schübelers unbewußte Auslese in irgendeiner Weise eine Rolle gespielt hat. Diese Versuche, ebenso wie die verwandten von Hoffmann (1887), Cieslar (1890, 1895, 1899) und Wettstein (1902, 1903) sind nicht mit „reinen Linien“ oder Reinzuchten elementarer Arten vorgenommen worden, sondern mit Gemengen solcher, mit Populationen oder Phänotypen, und es ist zuzugeben, daß alsdann bei solchen Massenkulturen ein

vielleicht gar nicht immer erkennbarer Auslesefaktor mitspielen kann. Um wirklich beweisend zu sein, müßten diese Versuche an reinen Linien oder Äquivalenten reiner Linien angestellt werden, und bis eine solche Nachprüfung erfolgt ist, haben wir vorläufig die erwähnten Versuche aus der Reihe der sichergestellten positiven Ergebnisse zu streichen.

Glücklicherweise besitzen wir aber in einer neueren Arbeit über Akklimatisation insofern eine sehr schöne und von diesem Einwand nicht getroffene Korrektur, als sie nicht an einer Massen-, sondern an einer Einzelkultur angestellt worden ist und es sich dabei um einen neuen, durch Einfluß der Außenwelt auf das Einzelindividuum ganz allmählich herangebildeten Charakter handelt.

Schon seit langer Zeit ist es bekannt, daß manche Bäume, die man aus der gemäßigten Zone in die feuchten Tropen versetzt, allmählich ihren periodischen Laubwechsel aufgeben und von sommergrünen zu mehr oder weniger immergrünen Gewächsen werden. Bordage (1910) ist nun während seines 12jährigen Aufenthalts auf Réunion der Frage nachgegangen, ob und inwieweit sich diese Veränderung bei Fortpflanzung durch Aussaat, nicht durch Pfropfung, kurz also bei sexueller Fortpflanzung, auf die Nachkommen vererbt, und er fand dafür in dem Pfirsichbaum ein geeignetes Versuchsobjekt. Sät man aus Europa importierte Pfirsiche in Réunion aus, so werfen die daraus gezogenen Pflanzen selbst bei Kultur in den heißen Küstengegenden noch 10 Jahre lang regelmäßig jährlich ihr gesamtes Laub ab und bleiben zunächst für etwa $1^1/_2$ Monate, in späteren Jahren für immer kürzere Zeit kahl. Nach 10 Jahren sind einige Exemplare dahin gelangt, daß eine Periode völliger Blattlosigkeit bei ihnen nicht mehr eintritt, aber erst nach 20 Jahren sind sie so weit gediehen, daß man sie als nahezu immergrüne Gewächse (Subpersistance du feuillage) bezeichnen kann. Sät man nun die Kerne von solch immergrün gewordenen Bäumen aus, so gehen aus ihnen Nachkommen hervor, die sofort in demselben Maße immergrün sind wie ihre Eltern. Und zwar geschieht das selbst dann, wenn diese Aussaat nicht in den heißen Niederungen der Küste, sondern bei 1000 m Meereshöhe erfolgt, wo solche Pfirsiche, die von Eltern stammen, welche nicht durch das Klima abgeändert sind, dauernd einen periodischen totalen Blattabwurf zeigen.

Es liegt nahe, den Einwand zu machen, daß in diesem Falle die erbliche Fixation erst in einer einzigen Generation festgestellt worden ist, und daß bei Zurückversetzung der Pflanze in ein gemäßigtes Klima, also unter in dieser Beziehung antagonistische

Bedingungen höchstwahrscheinlich baldigst ein Rückschlag zum periodischen Laubabwurf erfolgen wird. Das glaube ich selbst in Anbetracht der kurzen Zeit, die seit der Einführung der Pfirsichbäume in Réunion verflossen ist und in Anbetracht des offenbar sehr labilen, leicht durch Induktion veränderbaren Merkmals, um das es sich handelt. Auch darauf werden wir noch in späteren Kapiteln zurückzukommen haben.

Daß sich die verschiedenen Merkmale in dieser Beziehung verschieden verhalten, daß z. B. keineswegs alle Merkmale von einer seit langer Zeit an ein Höhenklima akklimatisierten Pflanze bei Rückversetzung in die Ebene zurückschlagen (oder umgekehrt), wie man oft aus den bisherigen Erfahrungen[1]) gefolgert hat, dafür legen die folgenden Beobachtungen und Versuche Zederbauers (1908) ein sehr beredtes Zeugnis ab. Ich gebe dieselben mit den von mir ins Deutsche übersetzten Worten Mac Dougals (1911 A) wieder, eines Forschers, der durch seine früheren Arbeiten und Ausführungen (1906, 1907, 1908, 1909) deutlich genug bewiesen hat, wie skeptisch er von vornherein der Annahme einer Beeinflussung der Keimzellen durch Einwirkungen, bei welchen das Soma eine Mittlerrolle spielt, gegenübergestanden hat: „Kürzlich sind unsere Erfahrungen bereichert worden durch die von Zederbauer an Capsella ermittelten Tatsachen, welche zu einigen Schlüssen von außerordentlicher Bedeutung führen. Eine genotypische Form von Capsella bursa pastoris, welche taraxacifolium ähnelt, wurde in den Tiefebenen von Kleinasien gefunden und zeigte die bekannten Charaktere dieser Form, die breiten Blätter, die weißlichen Blüten, den 30—40 cm hohen Stengel. Eine Landstraße führt zu einem Plateau von 2000—2400 Meter Höhe, und längs dieser Straße hat sich die Pflanze infolge von Verschleppung durch den Menschen verbreitet. Oben auf dem Plateau hat sie gewisse alpine Charaktere angenommen, bestehend in verlängerten Wurzeln, xerophilem Bau der Blätter, zwerghaftem (2—3 cm hohem) Stengel, rötlichen Blüten und einer bedeutenden Zunahme der Behaarung der ganzen Pflanze. Daß die Auffassung von der Art ihrer

[1]) Sehr umfassende botanische Akklimatisationsversuche, Versetzung von Bewohnern der Ebene ins Gebirge, des Binnenlandes an das Meeresgestade hat besonders Bonnier gemacht (1890, 1894, 1895, 1899) und die starken dadurch bewirkten Veränderungen genau studiert. Bereits aus seinen Versuchen geht übrigens ein gewisser erblicher Einfluß insofern hervor, als die Veränderungen sich in der zweiten Generation im Vergleich zur ersten verstärkt zeigten. Vgl. auch die Untersuchungen von Lesage (1890) und die Zusammenstellung von Kropotkin (1910 A und B).

Verbreitung richtig ist, erscheint völlig sichergestellt durch die Tatsache, daß wenn man Samen der Pflanze aus dem Tiefland in höhere Lagen verpflanzt, die angeführten alpinen Merkmale sofort als direkte somatische Antwortreaktionen in Erscheinung treten. Als man nun Samen derjenigen Pflanzen nahm, die das Hochplateau bewohnen, wo ihre Vorfahren viele Jahre oder viele Jahrhunderte lang (vielleicht so lange als 2000 Jahre) gelebt haben, und sie in Wien aussäte, trat folgendes ein: Innerhalb von 4 Generationen verschwand der xerophile Bau der Blätter, die anderen Charaktere aber erhielten sich und variierten nur innerhalb mäßiger Grenzen. Die Stengel zeigten nur eine Zunahme von durchschnittlich 1—2 cm, die Wurzeln wiesen entsprechend kleine Veränderungen auf. Die die Infloreszenzen tragenden Stengel und die Blütenorgane behielten ihren alpinen Charakter. — Die strukturellen und daraus folgenden funktionellen Veränderungen sind ursprünglich direkte somatische Antwortreaktionen. Man kann also der Folgerung nicht ausweichen, daß der Eindruck des alpinen Klimas auf das Soma sich dem Keimplasma derartig mitgeteilt hat, daß er von ihm weitergegeben werden kann, und die Vermutung liegt nahe, daß dauernd wiederholte Reizung durch klimatische Einflüsse der wesentliche Faktor bei derartiger Fixation gewesen ist".

Wie wir sehen, unterscheiden sich diese Resultate wesentlich von den Verallgemeinerungen, die man, entschieden zu voreilig, aus einer Reihe von viel zu kurze Zeit fortgesetzten Versuchen gezogen hat. Umfassende Versuchsreihen, die, wie Mac Dougal (1908, 1911 A) mitteilt, jetzt in besonderen Akklimatisationslaboratorien in Amerika im Gange sind, werden dazu beitragen, die vielversprechenden Ergebnisse von Bordage und Zederbauer auf eine breitere Basis zu stellen.

Hier möchte ich noch einmal auf die Arbeiten von Klebs (1906, 1909) hinweisen, die wir bereits oben bei Besprechung der Vererbung sekundärer Wirkungen von Verletzung berücksichtigt haben. Da Klebs, wie dort bereits erwähnt, seine zum Teil erblichen Anomalien im Gegensatz zu den ebenfalls oben besprochenen Versuchen von Blaringhem nicht allein durch Verletzung, sondern auch durch Variierung der äußeren Lebensbedingungen (Ernährung, Temperatur, Belichtung) hervorgerufen hat, so verdienen diese Fälle hier noch einmal genannt zu werden. Mac Dougal (1905, 1906, 1911 B) erzielte durch Einspritzung chemisch und osmotisch differenter Substanzen (Zink- und Kupfersulfat, Kalziumnitrat, Zucker) in die Ovarien von Oenothera und Raimannia sowie auch durch Radiumbestrahlung das gelegentliche Auftreten von Ver-

änderungen, die sich als erblich erwiesen. Auch Gager (1908) vermochte Oenotheramutanten durch Radiumbestrahlung zu erzielen. In einer neueren Arbeit hat Mac Dougal (1911 B) dann festzustellen versucht, ob bei den Einspritzungsversuchen der injizierte Stoff die Keimzelle selbst erreicht. Bei Einspritzung harmloser Flüssigkeiten fand sich, daß der eingespritzte Stoff in keinem Falle bis zur Eizelle selbst diffundiert war. Nur das Gewebe, durch das der Pollenschlauch hindurchwachsen muß, zeigte vitale Färbung, so daß allerdings die Möglichkeit besteht, daß die männlichen Keimstoffe beim Passieren dieses künstlich veränderten Gewebes direkten Reizeinflüssen unterliegen. Eine sichere Feststellung, wie in diesem Falle die Induktion der Keimzellen erfolgt, liegt nach Mac Dougals eigenem Zugeständnis bisher noch nicht vor.

Schon seit langer Zeit ist die Tatsache bekannt, daß sich häufig in Zuchten von pathogenen Mikroorganismen auf künstlichen Nährböden die physiologischen Eigenschaften ändern. Ihre Virulenz nimmt oftmals allmählich ab, sie werden „mitigiert". Andererseits hat man auch bei Epidemien zuweilen eine Steigerung der Virulenz der Erreger beobachtet, die dann gegen das Ende der Epidemie gewöhnlich wieder einer allmählichen Abschwächung Platz zu machen pflegt. Auch die Veränderung anderer Merkmale ist in Zuchten von Mikroorganismen beobachtet worden. Gaidukow (1902, vgl. auch Engelmann 1903) erzielte bei Oscillarien durch monatelange Einwirkung von farbigem Licht komplementäre Farbänderungen, die sich in den weiterhin bei weißem Tageslicht gezüchteten Kulturen erhielten. Goebel (1898) züchtete den roten Bacillus (Micrococcus) prodigiosus durch Kultur auf alkalischem Agar in eine weiße Form um. Gegen alle diese Beobachtungen und Versuche hat man eingewendet, daß sie nicht an reinen Linien, sondern an Gemischen oder Populationen vorgenommen worden sind, und daß aus ihnen nicht auf eine Umzüchtung des Typus (Genotypus), sondern nur auf eine selektive Isolation eines bereits vorhandenen Typus aus einem Gemisch von Genotypen auf Grund der eigenartigen neuen Bedingungen zu schließen sei.

Neuerdings hat man deshalb die entsprechenden Versuche nicht mehr an beliebigen Kulturen, sondern an strengen Reinzuchten angestellt, die man entweder durch sehr häufiges Überimpfen (vgl. z. B. Wolf 1909, S. 93) oder, wenn das Objekt es erlaubte, dadurch erlangte, daß man bei der Zucht von einem einzigen Einzelindividuum ausging. Auch bei strenger Stammbaumkultur gelang es Wolf, den Bacillus prodigiosus umzuzüchten, und zwar erhielt er durch chemische

Einwirkungen, abgesehen von vorübergehenden Modifikationen, erstens Veränderungen, die vom Augenblick ihrer Entstehung an konstant waren (weiße und dunkelrote Rassen) und zweitens rückschlagende Veränderungen, die eben dieser Eigenschaft wegen nicht dauernd in Reinkultur zu erhalten waren, von denen aber doch bei sorgfältiger Auslese und öfterem Umimpfen weiße Stämme beliebig lange kultiviert werden konnten. Bei Myxococcus rubescens und M. virescens traten ebenfalls konstante Veränderungen auf, und zwar auf Temperaturdifferenzen, auf Nährbodendifferenzen und auf Giftzusatz hin.

Eine Umzüchtung von reinen Stämmen der Bakterien der Coli-Gruppe durch Zucht auf Milchzuckeragar in Formen, welche im Gegensatz zu der Ausgangsform durch starke Milchzuckergärung ausgezeichnet sind, ist durch die Versuche von Massini (1907), Burk (1908), Kowalenko (1910) und Burri (1910) nachgewiesen. Auf einige Ergebnisse der Untersuchungen besonders des letztgenannten Forschers werden wir später noch zurückzukommen haben. Erwähnt sei endlich noch die ebenfalls an reinen Stämmen von Hansen (1907) und Barber (1907) festgestellte Entstehung von Oberhefe aus Unterhefe.

Auf ältere an höheren und niederen Pilzen angestellte Versuche will ich hier nicht weiter eingehen, weil gegen sie der Einwand der mangelnden Reinzucht erhoben werden kann. Nachprüfung an Stammbaumkulturen wird voraussichtlich in vielen Fällen ebenso positive Resultate liefern wie in den eben zitierten Beispielen. Denn einen Fall von wirklicher Starrheit, absoluter erblicher Konstanz im Wechsel der Lebensbedingungen ist man bisher auch in den Stammbaumzuchten bei hinreichender Ausdehnung der Experimente und hinreichend genauer Beobachtung nicht begegnet. Auch Johannsen (1909) hat das Auftreten erblicher Variationen in seinen Zuchten reiner Linien wiederholt beobachtet. Lidforss (1907) sah in seinen Rubus-Kulturen unzweifelhafte, nicht durch Kreuzung bedingte erbliche Variationen in einer Häufigkeit von 1—5 % auftreten, und ebenso sind solche bei den Stammbaumkulturen in Svalöf vielfach beobachtet worden.

Jennings (1911) zeigt bei seiner Zucht reiner Stämme von Paramaecium, daß bei diesen die von ihm angewandten äußeren Einwirkungen für gewöhnlich keine erblichen Veränderungen hervorriefen. Bei genauer Untersuchung eines besonders „sensitiven“ Merkmals[1])

[1]) Jennings sagt in bezug darauf: „But this encourages one to hope that the same may be found for other characters when they are extensively studied with sufficient minuteness.“

stellte es sich aber heraus, „that differences do arrive within the genotype". Unter bestimmten äußeren Bedingungen traten nämlich einige wenige Individuen auf, die sich langsamer teilten als der Typus, und andere, die sich rascher teilten als dieser. Diese Unterschiede erhielten sich dauernd in den späteren Teilungsphasen dieser Individuen.

Indem ich mich nunmehr zu den Metazoen wende, komme ich zunächst auf die wichtigen Versuche von Woltereck (1909, 1911 A und B) an Daphnia. Dies Objekt ist deshalb besonders günstig, weil die meisten Daphnien sich leicht parthenogenetisch züchten lassen, man die Massenkulturen also als reine Linien fortzüchten kann. Leider haben Wolterecks Versuche, wie aus seiner letzten Publikation (1911 A) hervorgeht, gerade in bezug auf einige wichtige Punkte bis jetzt noch keinen definitiven Abschluß erreicht. Jedenfalls scheint ihm eine gut fixierte Veränderung der Sexualität durch langandauernde Milieuwirkung gelungen zu sein. Wenn er nämlich reine Stämme von Daphnia pulex, obtusa, longispina, welche sonst bei normalen Milieubedingungen nach einer gewissen Zahl parthenogetischer Generationen regelmäßig wieder bisexuell werden, dauernd im Optimum züchtete, so fand er in einigen Fällen, daß er sie später bei niedriger Temperatur und geringer Ernährung halten konnte, ohne daß die Rückkehr zur Bisexualität wieder auftrat. Bei einigen Linien von Daphnia pulex trat bei einer mehrjährigen Kultur überhaupt keine Rückkehr zur Bisexualität mehr auf, doch ist hier noch eine Nachprüfung insofern erforderlich, als gerade bei diesen Linien im Anfang des Versuchs keine Kontrollversuche auf ihre sexuelle Reaktionsnorm durch verschiedene Milieueinwirkungen gemacht worden ist. Bei Daphnia longispina-Kulturen, die nunmehr 3 und 4 Jahre lang fortgeführt werden, ist die Bisexualität sehr stark eingeschränkt. Im Laufe von $1^1/_2$ Jahren zeigten sich in drei Linien andauernd keine Männchen und Dauereier. Im letzten Jahre (1911) sind inzwischen wieder einige Männchen geboren. In viel ausgesprochenerer Weise kehrten Kulturen von Daphnia obtusa, nachdem sie etwa 16 Monate asexuell gewesen waren, endlich doch noch zur Bisexualität zurück.

Weniger gut als die Veränderung der Reaktionsnorm der Sexualität läßt sich die Veränderung der Reaktionsnorm der Helmhöhe bei Daphnien erblich fixieren. Immerhin haben auch diese Versuche Wolterecks positive Resultate ergeben, die in verschiedenen Richtungen von großer Wichtigkeit sind und von uns noch wiederholt verwertet werden sollen. Woltereck (1909, 1911 B) züchtete

reine Linien von Daphnia longispina des Lunzer Untersees, die dort infolge kärglicher Milieubedingungen niedrigköpfig ist, unter entgegengesetzten Bedingungen (Überernährung, hohe Temperatur des Warmhauses). Unter solchen optimalen Bedingungen traten alsbald hochköpfige Modifikationen auf, die jedoch während der ersten zwei Jahre bei Zurückversetzung auf die alte Milieustufe sofort der ursprünglichen Form Platz machten. Nach zwei Jahren und nach über 40 Generationen zeigte sich nun, daß die Tiere auch dann hochköpfige Junge produzierten, wenn sie vor Beginn der Eibildung in niedrige Temperatur gebracht und auf knappe Nahrung gesetzt wurden. Wenn man aber die so produzierten hochköpfigen Jungen auch ferner noch unter ungünstigen Milieubedingungen hielt, so schlugen ihre Jungen, also die zweite Nachkommengeneration, wieder regelmäßig auf die niedrige Kopfhöhe zurück.

Weitergehende Resultate in der Richtung einer Vererbung der durch Milieueinfluß induzierten Helmhöhe traten dagegen bei Hyalodaphnia cucullata auf, einer Art, die viel empfindlicher auf Milieueinflüsse reagiert als Daphnia longispina. Bei Hyalodaphnia genügen extreme Milieueinflüsse während nur einer Generation, um nicht nur für die nächste (F_1), sondern auch für die übernächste (F_2)-Generation eine Veränderung zu erzielen. Bereits die F_1-Generation wurde dabei natürlich jenen Milieueinwirkungen vor Beginn der Eibildung entzogen. Aus den Eiern derart „im Minimum“ geborener Tiere gehen Junge hervor, die auch dann niedrigköpfig sind und bleiben, wenn sie selber unter den besten Milieuverhältnissen geboren werden und bleibend leben. Dasselbe trat bei Schädigung der Tiere, sei es durch Amputation einer Antenne oder durch Parasiten (Mikrosporidien), ein. In allen Fällen erstreckte sich aber die Wirkung nur bis auf die Enkel des geschädigten Tieres, also auf die F_2-Generation. Wurden solche Exemplare der F_2-Generation im Optimum und frei von jeder Schädigung gehalten, so kehrte die F_3-Generation wieder zur Ausgangsform zurück.

Ich möchte auf diesen Rückschlag in der F_3-Generation unter den besprochenen Versuchsbedingungen keinen allzu großen Wert legen, da man nicht übersehen darf, daß schon von F_1 an eine direkt-antagonistische Induktion stattgefunden hat, ein Punkt, auf den wir in seiner allgemeinen Bedeutung noch im 11. Kapitel näher einzugehen haben werden.

An dieser Stelle seien auch kurz die Beobachtungen von Ferronière erwähnt, die mir einer Nachprüfung und genaueren Analyse durchaus wert erscheinen. Dieser Forscher brachte den

Süßwasserbewohner Tubifex in brackisches Wasser und beobachtete eine rasche Akklimatisation des Tieres verbunden mit körperlichen Veränderungen (teilweisem Verlust der Borsten), die sich in den folgenden Generationen noch verstärkten. So akklimatisierte Würmer vermögen nun nach einigen Generationen nicht mehr im süßen Wasser zu existieren, es scheint also eine Rasse entstanden zu sein. deren Reaktionsnorm in ausgesprochener Weise verändert ist. Weitere Untersuchungen werden hierüber nähere Aufklärung geben.

Wir wenden uns nun zu der großen Gruppe der Versuche, aus denen hervorgeht, daß Temperaturreize, die gewisse Insekten auf bestimmten Stadien der Entwicklung treffen, nicht nur eine veränderte Einwirkung auf das Individuum selbst haben, sondern daß entsprechende Veränderungen auch bei der Nachkommenschaft wieder auftreten, ohne daß diese selbst den betreffenden Reizen jemals ausgesetzt worden wäre.

Schon seit langer Zeit wußte man aus den Versuchen von Dorfmeister, Weismann, Merrifield und Standfuss, daß man durch gewisse, die Puppe von Schmetterlingen treffende Temperaturreize sowie anderweitige Reize die Färbung des Imago verändernd beeinflussen kann. Wir werden auf die Art und Weise dieser Beeinflussung sowie auf die genauere Bestimmung des Zeitpunktes, in welchem sie erfolgreich ins Werk gesetzt werden kann (kritische Periode), im 8. Kapitel noch näher eingehen. Hier genüge die bloße Konstatierung der Tatsache.

Standfuss (1898) war der erste, der auf den Gedanken kam, derartig experimentell veränderte Formen planmäßig weiterzuzüchten, um festzustellen, ob die Färbungsaberration bei den Nachkommen wieder auftritt, wenn man ihre Puppen bei normaler Temperatur sich entwickeln läßt. Er erhielt im Jahre 1897 ein positives Ergebnis bei der Nachkommenschaft eines auf diese Weise extrem veränderten Paares von Vanessa urticae. Von 43 Faltern wichen 1 stark und 3 in geringem Grade im Sinne der Eltern von der Normalform ab, Standfuss hebt dabei hervor, „daß dergleichen Individuen, wie die hier aus der Brut anomaler Eltern erhaltenen, selbst unter ungezählten Tausenden von Tieren aus normaler Abstammung, die unter ganz normalen Verhältnissen heranwachsen, niemals auftreten“.

Ähnliche Experimente mit noch bestimmterem, Zufälligkeiten ganz ausschließendem Erfolg wurden dann in den nächsten Jahren von verschiedenen anderen Forschern vorgenommen. So stellte E. Fischer (1901 B) Versuche mit dem Bärenspinner, Arctia caja,

an, bei denen durch die Versuchsanordnung und Kontrollzüchtungen alle drei von uns oben für die Beweisführung als notwendig bezeichneten Bedingungen erfüllt wurden.

1. Die Hälfte der für diesen Versuch gesammelten Brut (54 Puppen) wurden dauernd bei normaler Temperatur belassen. Diese Puppen, mit Ausnahme von 5, die nicht ausschlüpften, ergaben Schmetterlinge, die keine nennenswerte Veränderung der Färbung und Zeichnung zeigten. Weder die braunen Flecken der Vorderflügel, noch auch die schwarzen der Hinterflügel zeigten eine Abweichung gegenüber der Normalform.

2. Die andere Hälfte der Puppen (48 Stück) wurde einer Reizung, die in einer intermittierenden Abkühlung auf — 8° C bestand, ausgesetzt. Dieser Reiz wirkte auf die Individuen, die von ihm getroffen worden waren, derart, daß fast alle ausschlüpfenden Falter (von 48 starben 7) „in verschiedenen Abstufungen, die einen mehr in dieser, die anderen mehr in jener Flügelpartie aberrativ verändert waren. Es bestand diese aberrative Bildung in einer Verbreiterung der dunkeln, also auf den Vorderflügeln der braunen, auf den Hinterflügeln der schwarzen Flecken . . .“ — „Auf der Unterseite waren diese Falter entsprechend verändert.“

3. Es wurde nun ein sehr stark verändertes Männchen mit einem weniger stark veränderten Weibchen gepaart. Aus der Paarung dieser beiden Individuen gingen 173 Puppen hervor, die bei gewöhnlicher Zimmertemperatur gehalten wurden. Beim Ausschlüpfen erschienen anfangs ganz normale Falter, unter den zuletzt ausschlüpfenden[1]) aber traten 17 Exemplare auf, die ganz im Sinne der Eltern verändert waren, und zwar im allgemeinen in Form einer Kombination der beiden elterlichen Zeichnungen, gewöhnlich mit Überwiegen einmal der väterlichen, das andere Mal der mütterlichen Komponente. In einigen Fällen war die Stärke der Aberration bei den Nachkommen fast ebenso groß wie bei den Eltern[2]).

---

[1]) Das späte Ausschlüpfen dieser aberrativen Formen erklärt sich daraus, daß nicht nur ihre Zeichnung, sondern auch, wie ich bereits in der *Mneme* (2. Aufl., 1908, S. 83, 84) hervorgehoben habe, ihr Entwicklungstempo erblich verändert war. Eine Abkürzung des Puppenstadiums geht nach den Versuchsergebnissen von Pictet (1905, S. 85) mit melanistischer, eine Verlängerung mit albinistischer Aberration Hand in Hand.

[2]) Den Versuch H. E. Zieglers (1905), das Ergebnis dieses Experiments auf eine versteckt geübte Zuchtwahl zurückzuführen, habe ich schon früher (1907 A, S. 22) widerlegt. Zieglers Irrtum stammt aus der Nichtberücksichtigung der oben unter 1 mitgeteilten Kontrollzuchten Fischers.

Ganz ähnliche Resultate wie STANDFUSS und FISCHER erhielt SCHRÖDER (1903 A) bei seinen Versuchen mit Abraxas grossulariata. Durch Temperaturreize melanistisch gemachte Exemplare dieser Motte vererbten den neuen Charakter in abgeschwächtem Maße auf einen Teil ihrer Nachkommenschaft.

PICTET endlich (1905, 1909) rief durch Nahrungsveränderung der Raupen Aberrationen der Zeichnung und Größe bei Schmetterlingen hervor. Er führt dieselben darauf zurück, daß eine Ernährung mit gewissen Stoffen ungünstig wirkt, das Puppenstadium verkürzt und dadurch ein Kleinerbleiben des Tieres und eine schwächere Ausprägung seiner Zeichnung bedingt. Gute Ernährung bewirkt das Gegenteil. Gab PICTET z. B. den Raupen des Schwammspinners, Limantria (Ocneria) dispar, deren eigentliche Nahrung aus Eichenblättern besteht, Nußblätter zu fressen, die zunächst von den Tieren widerwillig aufgenommen werden, so beantwortet der Organismus diese ungeeignete Ernährung der Raupe mit einer Verzwergung und mit albinistischer Veränderung der Zeichnung beim ausschlüpfenden Schmetterling. Kehrt man nun in den folgenden Generationen zur normalen Eichenblätternahrung zurück, so zeigen sich dennoch in dieser normal gefütterten ersten und sogar in der zweiten Nachkommengeneration deutliche Spuren der unzweckmäßigen Ernährung der Vorfahren. Interessant ist es, daß aber schließlich ein Zurückgehen dieser Veränderung und damit ein Hervortreten der normalen Charaktere eintritt, wenn man dauernd die aufeinanderfolgenden Generationen mit Nußblättern füttert. PICTET erklärt dies dadurch, daß, je mehr eine Gewöhnung an die ungeeignete Nahrung und damit eine Neutralisation des schädigenden Reizes stattfindet, um so mehr ein Wiedereinlenken in die normalen Bahnen erfolgt. Alles dies legt die Möglichkeit nahe, daß es sich bei diesen Versuchen PICTETS lediglich um eine konstitutionelle Schwächung durch ungeeignete Ernährung handelt, eine Schwächung, die sich auch noch in der Konstitution der Nachkommen bemerklich macht. Ähnlich verhält es sich mit Veränderungen, die KELLOG und BELL (1903) bei Bombyx mori durch Herabsetzung der Quantität der gewöhnlichen Nahrung (Maulbeerblätter) oder durch Darreichung unbekömmlicher Nahrung *(Lattich)* herbeiführten, und die sich noch in der Kinder- und Enkelgeneration erhielten, selbst wenn die Kindergeneration von jung an wieder reichlich ernährt wurde. Die Veränderungen bestanden in Verzwergung, in Verzögerung von Häutung und Metamorphose, endlich in Abnahme der Fruchtbarkeit. Ernährte man auch die zweite und dritte Generation ungenügend, so erhielt

man Zwergformen von der Größe von Mikrolepidopteren. Solchen konstitutionellen Veränderungen kann auch ich, wie schon oben hervorgehoben ist, keine volle Beweiskraft bei der Lösung unseres Problems beimessen. Im vollen Gegensatz dazu erblicke ich aber in den von Pictet künstlich hervorgerufenen Instinktvariationen, die wir unten zu behandeln haben werden, eine Erscheinung von außerordentlicher Beweiskraft für die uns beschäftigende Frage.

An dieser Stelle würden sich die Experimente Towers (1906) an Käfern (Leptinotarsa) anschließen, die an einem sehr großen Material angestellt und durch eine lange Reihe von Generationen fortgeführt worden sind. Tower wendete sowohl Temperaturreize als auch Durchfeuchtung und Austrocknung an. Seine über viele Generationen ausgedehnten Versuche bringen sehr wichtige Ergänzungen der bisherigen an Insekten erzielten Ergebnisse. Eigentümliche, bisher noch unbemerkt gebliebene Deutungsfehler haben aber die an sich einfache Sachlage zu einer so komplizierten gestaltet, daß wir der Wiedergabe und Abwägung der Tower'schen Befunde im 8. Kapitel einen besonderen selbständigen Raum gewähren müssen.

Auch bei Wirbeltieren[1]) ist es gelungen, erbliche Veränderungen der Färbung durch bestimmte Reizwirkungen auf die Vorfahrengeneration zu erzielen. Kammerer (1909 B, 1911 A, 1911 C) konnte nachweisen, daß, wenn man die lebhaft schwarz-gelb gefärbten Feuersalamander, Salamandra maculosa, jahrelang auf gelber Lehmerde hält, sich ihre gelben Flecken auf Kosten der schwarzen Grundfarbe ausdehnen und an Zahl vermehren. Das Umgekehrte findet statt, wenn die Tiere längere Zeit auf schwarzer Gartenerde gehalten werden; sie verlieren von ihrem Gelb und werden fast schwarz. Zwei Faktoren wirken dabei zusammen mit. Die gelbe Erde besitzt nicht nur ihre besondere Farbe, sondern sie ist auch hygroskopischer, sie hält die Feuchtigkeit besser fest, ist also unter gleichen Bedingungen stets wasserhaltiger als die schwarze, die rascher trocknet.

Indem er nun die Wirkungen des Lichts und der Feuchtigkeit durch besondere Versuchsanordnung isolierte, stellte Kammerer fest,

---

[1]) Es sei hier erwähnt, daß es H. Schülke (1906) gelungen ist, durch Einwirkung von Wärme bei gleichzeitiger reichlicher Ernährung eine rote Varietät der großen Tellerschnecke, Planorbis corneus, aus schwarzen Stammeltern zu züchten. Systematisch durchgeführte Experimente fehlen hier allerdings noch. Es unterliegt aber wohl keinem Zweifel, daß sie zu ähnlichen Ergebnissen führen werden, wie sie uns für erblich induzierte Farbenänderung bei Insekten und Wirbeltieren bereits vorliegen.

daß die Vergrößerung der gelben Flecken der Wirkung des gelben Lichtes auf die Augen, die dafür ausschließlich als Reizpforte dienen, das Auftreten neuer Flecken aber der Feuchtigkeitswirkung bei gleichzeitiger Lichtwirkung auf die Haut zuzuschreiben ist und umgekehrt. Eine Vergrößerung der Flecken erfolgt nämlich nicht bei geblendeten Tieren. Für eine Realisierung der Feuchtigkeitswirkung, die im Auftreten neuer Flecken besteht, bedarf es dagegen der Augen nicht: für sie genügt bei gleichzeitigem Feuchtigkeitsreiz eine Lichteinwirkung auf die Hautoberfläche, und sie erfolgt unter den entsprechenden Bedingungen auch bei geblendeten Tieren.

Von beiden Versuchsreihen, sowohl von den schwarz als auch den gelb gemachten Eltern, züchtete Kammerer eine zweite Generation, die in einer neutralen Umgebung geboren wurde und ihre Larvenentwicklung absolvierte, nach Erreichung der fertigen Gestalt aber wiederum je zur Hälfte auf schwarzen, zur Hälfte auf gelben Grund kam. Von der Elterngeneration auf schwarzer Erde erhielt er erst in letzter Zeit Nachkommenschaft. Diese noch (im Jahre 1911) ganz kleinen, erst vor kurzem fertig entwickelten Nachkommen sind ausnahmslos äußerst wenig gefleckt und beweisen dadurch, daß sie die mit ihren Erzeugern vorgegangenen Veränderungen erblich übernommen haben. Fast noch deutlicher trat die Färbungsvererbung bei den Kindern der gelben Eltern hervor. Wurden sie auf schwarzer Erde erzogen, also unter entgegengesetzten Bedingungen wie ihre Erzeuger, so war trotz dieser antagonistischen Wirkung der Reichtum an Gelb noch immer ungewöhnlich groß: Wurden sie aber auf gelber Erde erzogen, also im Sinne einer Akkumulation der Reizwirkung, so übertrafen sie ihre Erzeuger in auffallendem Maße an Gelbfärbung, so daß vom Schwarz nur verhältnismäßig wenig übrigblieb. Auch war ihre Zeichnung viel regelmäßiger, der bilateralen Symmetrie entsprechender, als es bei ihren Eltern der Fall war. Leider hat Kammerer bei diesen Vererbungsexperimenten bis jetzt noch nicht eine Isolierung der beiden hier gemeinsam wirkenden Reizfaktoren: Licht und Feuchtigkeit, vorgenommen, sondern kann für die zweite Generation nur über die Wirkung berichten, die die Anwendung des komplexen Faktors: gelbe Erde oder schwarze Erde gehabt hat. Ähnliche, wenn auch nicht in gleichem Maße augenfällige Resultate von Farbenänderungen durch Einwirkung des Milieus und Wiederauftreten desselben in der nächsten, dem betreffenden Einfluß entzogenen Generation erhielt Kammerer, wie er neuerdings (1911 C) mitteilt, bei Triton cristatus und Rana agilis.

Eine besondere Beurteilung erfordern die Versuche Kammerers (1912) am Grottenolm (Proteus anguinus). Dieser in seiner natürlichen Umgebung im Innern von lichtlosen Höhlen nahezu pigmentlose Schwanzlurch erhält unter der dauernden Einwirkung des Tageslichts eine Pigmentierung durch braune und blauschwarze Flecken. Die Nachkommenschaft derartig pigmentierter Tiere, mag sie aus Eiern oder bereits beweglichen Jungen bestehen, mag sie am Licht oder nach erneutem langem Dunkelaufenthalt zur Welt kommen, ist abermals pigmentiert, falls die Pigmentierung der Eltern nicht erst gar zu kurze Zeit bestanden hat. Die Pigmentierung der Jungen trat auch dann ein, wenn nur der Vater dem Lichte ausgesetzt worden war und auf diese Einwirkung mit Pigmentierung der Haut geantwortet hatte. Die Erscheinung beruht also keinesfalls auf einer bloßen passiven Übertragung eines bereits im elterlichen Körper gebildeten und dem Ei als Dottereinschluß mitgegebenen Pigments. Übrigens beschränkt sich die Pigmentbildung unter dem Einfluß des Lichts in der ersten Generation von Proteus auf die äußere Haut; die inneren Organe bleiben stets unpigmentiert, obwohl das Licht dieselben bei der Durchsichtigkeit des Tieres fast ungeschwächt zu erreichen vermag. Die Möglichkeit einer direkten Lichtwirkung auf die inneren Organe (Keimdrüsen) bei Salamandra und anderen weniger durchsichtigen Geschöpfen werden wir im 9. Kapitel noch näher zu prüfen haben.

Kammerer hat ferner bei Reptilien (Eidechsen) die Färbung durch Temperatureinwirkungen zu verändern vermocht und neuerdings (1910 B, 1911 B, 1911 C) berichtet er über die Vererbung einiger solcher erzwungener Farbveränderungen. So ist es bei Lacerta muralis möglich, durch Temperaturerhöhung den Farbentypus der weiblichen Tiere in den der männlichen überzuführen, dergestalt, daß jetzt auch die Weibchen ausgerandete Rückenbinden, blaue Flecken auf den Bauchmarginalschildern und eine rote Unterseite bekommen. In kühlere Temperatur zurückversetzt, schwindet die rote Ventralfärbung der Weibchen noch an denselben Individuen; die von der Wärme induzierte Beschaffenheit der Dorsalbinden und Lateralflecken bleibt bestehen. Trotzdem ist diese erworbene Rotfärbung, solange sie bei der Mutter persistiert, vererblich. Die erworbenen Eigenschaften nehmen bei den Nachkommen ab in dem Maße, als sie auch bei den unmittelbar beeinflußten Müttern zurücksinken.

Eine zweite Versuchsreihe Kammerers betrifft die Karsteidechse, Lacerta fiumana, deren Unterseite normalerweise beim Männchen

rot, beim Weibchen gelb ist. Außer anderen Farbenveränderungen, die wir hier übergehen, erzielt man durch Temperaturerniedrigung bei beiden Geschlechtern an der Bauchseite das Auftreten eines unreinen, glanzlosen oder mattglänzenden Weiß. Bei Temperaturerhöhung verändert sich die Ventralseite nur beim Männchen; es tritt ein reines und stark glänzendes Weiß auf. In mittlere Temperatur zurückversetzt, bekommen die in der Kühle bei beiden Geschlechtern, in der Hitze beim Männchen weiß gewordenen Ventralseiten die früheren Farben wenigstens in Form eines Schimmers wieder. Diese weiße Bauchfärbung, mag sie als Folge erniedrigter oder erhöhter Temperatur aufgetreten sein, ist vererblich. Bei den Nachkommen kann man aber an der Beschaffenheit des Weiß nicht erkennen, ob es durch Hitze oder durch Kälte induziert worden ist. Die induzierte Eigenschaft nimmt bei Rückversetzung der Eltern in mittlere Temperaturen mit jedem späteren Gelege ab, und zwar sowohl an Zahl weißbäuchiger Nachkommen als auch an Ausdehnung und Reinheit ihrer Weißfärbung.

Lacerta serpa sowie Lacerta oxycephala wurden, wenn sie Kammerer (1911 A, 1911 B, 1911 C) andauernd in sehr heißen und trockenen Räumen hielt, schwarz. Eier von geschwärzten Exemplaren, in kühleren Räumen abgelegt, lassen die Jungen fast normalfarbig ausschlüpfen, später aber werden sie trotzdem schwarz, jetzt auch in gemäßigter Temperatur. Umgekehrt kann man Exemplare von in der Natur vorkommenden schwarzen Rassen der genannten Eidechsenarten durch Feuchtigkeit und relativ niedrige Temperatur so weit aufhellen, daß man die ursprüngliche Zeichnung wiederzuerkennen vermag. Bringt man aufgehellte Exemplare in normale Verhältnisse zurück, so schlüpfen die Nachkommen recht dunkelfarbig aus dem Ei, nehmen aber später eine etwas hellere Grundfarbe an. Beläßt man hingegen diese Tiere in der kühlfeuchten Umgebung, so schreitet die Aufhellung bis zu völliger Wiederherstellung des für die hellen Naturrassen charakteristischen Farbkleides fort. Ähnliche Ergebnisse wurden bei Lacerta oxycephala und L. muralis erreicht.

Ich schließe hier die Versuche von Sumner sowie von Przibram an Säugetieren an, die erst in den letzten Jahren unternommen worden sind und noch nicht nach allen Seiten ihren Abschluß gefunden haben. Einige äußerst bedeutungsvolle Resultate liegen aber bereits vor. Sumner hat an weißen Mäusen experimentiert und seine Ergebnisse in vier Arbeiten (1909, 1910 A, 1910 B, 1911) dargelegt. Przibram (1909 A), der seine Untersuchungen mit Ratten

anstellte, hat darüber bisher nur in einem Vortrag auf der 81. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte im September 1909 in Salzburg berichtet. Da die Ergebnisse beider Forscher übereinstimmen und sich ergänzen, teile ich sie hier unter gebührender Hervorhebung ihrer Eigenartigkeiten in gemeinsamer Darstellung mit.

Es ist eine schon lange bekannte Tatsache, daß die Vertreter einer Säugetierart, soweit sie in einem kälteren Klima leben, eine viel stärkere Behaarung besitzen als die Vertreter derselben Spezies in einem wärmeren Klima. Auch hat man beobachtet, daß letztere Vertreter bei im übrigen geringerer Körpergröße eine größere Länge der freien peripheren Körperteile, wie Ohren, Schwänze, Hände und Füße aufweisen, wobei die Sohlenflächen von Hand und Fuß meist haarlos sind, die bei Bewohnern kälterer Gegenden oft eine Haarbekleidung besitzen. Sumner (1909) konnte nun, indem er von weißen Mäusen eine Gruppe in warmen Räumen (mittlere Temperatur 26·3° C), eine andere Gruppe in kalten Räumen (mittlere Temperatur 6·1° C) aufzog, experimentell nachweisen, daß die erwähnten Differenzen im Körperbau unmittelbar durch die Einwirkung der höheren bzw. niederen Außentemperatur hervorgerufen werden. Wie weit dabei auch der, falls nicht besondere Vorkehrungen getroffen werden, mit der Erwärmung abnehmende und mit der Abkühlung zunehmende relative Feuchtigkeitsgehalt der Luft eine Rolle gespielt hat — er ist ja ein die Transpiration stark beeinflussender Faktor —, wurde in den bisherigen Untersuchungen noch nicht analytisch ermittelt. Bei Sumners in der Wärme aufgezogenen Mäusen, die wir kurz „Wärmemäuse“ nennen wollen, erlangten die freien peripheren Körperteile, wie Ohren, Schwänze, Füße, eine Länge, welche die der „Kältemäuse“ um 12 bis 30 % übertraf. Umgekehrt verhielt sich die Entwicklung des Pelzes, und zwar zeigte sich nicht nur das Gesamtgewicht des Haarpelzes bei den Kältemäusen im Vergleich zu den Wärmemäusen um durchschnittlich 13·6 % vergrößert, sondern es ließ sich auch eine Vermehrung der Zahl der Haare nachweisen, wenn man die Zahlen von gleich großen sich entsprechenden Arealen verglich.

Przibram hat bisher nur über seine Beobachtung an in Wärme oder vielmehr in Hitze gehaltenen Tieren berichtet. Er hielt seine Tiere in viel heißeren Räumen als Sumner, nämlich bei 30—35° C. Bei solchen „Hitzeratten“ konnte ebenfalls ein deutliches Schwächerwerden der Behaarung beobachtet werden; unter den Vergrößerungen der peripheren freien Körperteile war bei ihnen eine Vo-

lumenzunahme der äußeren Geschlechtsorgane besonders auffallend. Meiner Meinung nach handelt es sich dabei wahrscheinlich vorwiegend um eine Hypertrophie der entsprechenden Hautfalten und häutigen Bedeckungen. Deutlich ließ sich bei den Hitzeratten eine Verringerung der Gesamtgröße des Körpers nachweisen, die bei Sumners Wärmemäusen nur schwach angedeutet war. Endlich beobachtete Przibram bei solchen Ratten einen verfrühten Eintritt der Geschlechtsreife. Wurde eine Hitzeratte in kühlere Temperatur versetzt, so begannen die Hitzemerkmale an dem betreffenden Individuum zu schwinden, was sich ohne weiteres daraus erklärt, daß es nunmehr der entgegengesetzten Induktion unterliegt.

Zog Przibram nun eine Reihe von Generationen der Ratten unter Hitzebedingungen, so ließ sich von der vierten Generation an ein spontanes Auftreten der Hitzemerkmale (Behaarung usw.) wahrnehmen, spontan insofern, als die Mutter gleich nach der Empfängnis in kühlere Temperaturen gebracht und die Jungen von Geburt an in solchen aufgezogen wurden.

Ein anderes Resultat trat allerdings ein, wenn man die Eltern längere Zeit vor der Paarung in kühlere Temperaturen brachte und sie sich erst paaren ließ, wenn ihre Hitzemerkmale bereits zurückgegangen, aber nicht vollständig verschwunden waren. Dieses Resultat erklärt sich einfach daraus, daß auf diese Elterntiere eine antagonistische Einwirkung, eine Gegeninduktion gewirkt hat, und zwar gewirkt während der Periode des Wachstums und der Reifung der betreffenden Geschlechtszellen. Wie die im 8. Kapitel ausführlich zu besprechenden Arbeiten Towers bewiesen haben, ist diese Periode für die Keimzellen der Käfer die der größten Reizempfänglichkeit, es ist ihre „sensible Periode". Aus der eben mitgeteilten Beobachtung Przibrams läßt sich mit einiger Wahrscheinlichkeit schließen, daß auch die Keimzellen der Wirbeltiere eine Periode gesteigerter Reizempfänglichkeit besitzen und daß auch bei ihnen dies die Zeit des Wachstums und der Reifung der betreffenden Zellen ist. Auch gewisse Beobachtungen Kammerers (siehe unten S. 86) sprechen dafür. Diese Frage bedarf indessen für die Wirbeltiere noch der weiteren experimentellen Prüfung; bei den Käfern ist die Tatsache sichergestellt.

Sumner verfuhr so, daß er seine Wärmemäuse sowie seine Kältemäuse so lange in ihren respektiven Räumen ließ, bis sie sich gepaart hatten, und daß er die Weibchen dann in einen Raum mittlerer Temperatur brachte, wo auch die Nachkommen geboren und aufgezogen wurden. Mit Hilfe genauer Messungen ließ sich

bereits bei dieser ersten Generation von Nachkommen insofern eine deutliche Vererbung der Reizwirkungen erkennen, als die Nachkommen der Wärmemäuse ein geringeres Körpergewicht besaßen, als die unter gleichen Bedingungen aufgezogenen Nachkommen der Kältemäuse; auf der anderen Seite aber ließ sich bei ihnen eine zwar nur mäßige, aber doch bei den Messungen deutlich hervortretende Verlängerung der Ohren, Schwänze und Füße feststellen.

Auf die Frage, inwieweit bei diesen Versuchen, die an Warmblütern mit verhältnismäßig gutem Wärmeregulationsvermögen angestellt worden sind, die Keimdrüsen direkt von den Temperaturschwankungen betroffen worden sind, sowie auf andere für die Beurteilung wichtige physiologische Gesichtspunkte, die die Reizaufnahme und Reizwirkung bei diesen Versuchen betreffen, werden wir erst im 9. Kapitel näher eingehen.

Wir wenden uns zur letzten Gruppe der bisher erzielten experimentellen Ergebnisse, derjenigen, bei der es sich zum größten Teil, wenn auch nicht ausschließlich, um durch äußere Reize erzielte Instinktsänderungen handelt, die ohne Wiederholung der Reize bei den Nachkommen wieder in Erscheinung treten.

Eine Instinktsänderung, die man häufig bei domestizierten Tieren beobachtet und die durchgehends einen erblichen Charakter anzunehmen pflegt, ist der Verlust der Scheu vor dem Menschen und vor anderen größeren Geschöpfen, das erbliche Hervortreten einer größeren Zahmheit. Schon Darwin (1859) hat darauf aufmerksam gemacht, wie bedeutend scheuer sich in der Gefangenschaft geborene und aufgezogene Junge von wilden Kaninchen verhalten, als in gleicher Weise aufgezogene Nachkommen domestizierter Rassen. Die gleiche Beobachtung kann man bei der Aufzucht der Jungen von verwilderten Hunden, z. B. des australischen Dingo, machen. Hier ist aber immer noch der Einwand möglich, daß bei den domestizierten Rassen eine Auslese in der Richtung der größeren Zahmheit eine Rolle gespielt hat, obwohl Darwin selbst dies bei Zucht des Kaninchens für unwahrscheinlich erklärt. Auch in diese Frage hat das Zuchtexperiment Klarheit gebracht. Przibram (1909 B) stellte nämlich bei seinen Zuchten der zweifleckigen Fangheuschrecke oder Gottesanbeterin, Sphodromantis bioculata, eine mit jeder in der Gefangenschaft gezogenen Generation zunehmende Zahmheit dieser sonst äußerst wilden und ungebärdigen Tiere fest. Das Mitspielen von Zuchtwahl war bei diesem Ergebnis, wie Przibram ausdrücklich angibt, ganz ausgeschlossen.

Die Pictet'schen Versuche, soweit sie sich auf erbliche Änderungen der Färbung bei veränderter Ernährung beziehen, haben wir bereits oben (S. 73) berichtet. Von viel größerer Wichtigkeit für die uns hier beschäftigenden Fragen sind aber andere Ergebnisse der Pictet'schen Experimente. Normalerweise halten die Raupen des Eichenspinners, Lasiocampa quercus, eine Winterruhe. Zog Pictet (1910) diese Tiere aber dauernd in warmen Räumen bei gleichzeitiger reichlicher Ernährung auf, so konnte er den Eintritt des Winterschlafs verhindern. Die Nachkommen von Tieren, die als Raupen den Winterschlaf überschlagen hatten, hielten nun ebenfalls keine Winterruhe, selbst wenn man sie unter gewöhnlichen Bedingungen (Kälteeinwirkung, Nahrungsentziehung während des Winters) hielt. Schon früher (1906) hatte er bei Dendrolimus pini eine erbliche Abkürzung des Winterschlafs erzielt.

Wie Pictet (1905) mitteilt, sind viele Raupen des Schwammspinners, Limantria (Ocneria) dispar, nur sehr schwer an eine ungewohnte Nahrung zu gewöhnen. So z. B. lassen sie sich anfangs nur mit Mühe dazu bewegen, Nußblätter als Nahrung anzunehmen. In den folgenden Generationen machen sie sich aber ohne weiteres an diese Nahrung. Die Raupen derselben Art haben große Mühe, sich an Mespilus germanica, Aesculus hippocastanum, Populus alba zu gewöhnen; man muß ihnen anfangs ihre normale Nahrung, Blätter von Eichen oder Rosaceen, dazwischen reichen, um sie am Leben zu erhalten. In der zweiten Generation aber gewöhnen sie sich außerordentlich viel leichter an diese Gewächse. Noch viel schwieriger ist es, sie zur Annahme von Tannennadeln zu bringen. Die Nachkommen gehen dann aber ganz leicht an diese den Eltern nur mit größter Mühe aufgedrungene Nahrung (Pictet 1910).

Bei Fortsetzung dieser Experimente, bei denen übrigens auch Kontrollzuchten angelegt wurden, machte nun Pictet (1911) noch folgende, außerordentlich bemerkenswerte Feststellungen. Die Mandibeln der Limantriaraupen sind an die Ernährung mit flachen Blättern angepaßt und können dickere Objekte nicht angreifen. Gibt man den Tieren ausschließlich die für ihre Kauwerkzeuge viel zu dicken Tannennadeln, so versuchen sie zuerst sie von der Seite anzuschneiden, wie sie dies stets mit den flachen Blättern, ihrer gewöhnlichen Nahrung, tun. Diejenigen nun, die bei diesen vergeblichen Versuchen dazu geführt werden, die Nadeln von der Spitze aus anzugreifen, haben Erfolg, können von dieser Angriffsstelle aus die ganze Nadel bewältigen und bleiben sodann

bei dieser Gewohnheit, die von ihren Nachkommen ohne Zögern wieder aufgenommen wird.

Das Merkwürdigste an der Sache ist nun aber, daß diese Nachkommen, wenn man ihnen die gewöhnliche Nahrung ihrer Großeltern, flache Blätter, reicht, sich nunmehr diesem Objekt gegenüber in Verlegenheit befinden und es von der Spitze aus anzugreifen versuchen, was mechanische Schwierigkeiten hat. Nur mit Mühe gewöhnen sie sich ihrerseits wieder an die ursprüngliche Art des Angriffs auf die flachen Blätter. Dabei war in Pictets Versuchen die Sterblichkeit groß, und nur bei zwanzig Exemplaren gelang diese Rückgewöhnung. Bei drei anderen Individuen aber machte Pictet folgende merkwürdige Beobachtung. Bei ihren vergeblichen Versuchen, die Blätter von der Spitze aus anzugreifen, stießen diese Tiere zufällig auf blattlose, spitz auslaufende Stengelteile. Diese wurden von ihnen sofort von der Spitze her in Angriff genommen und in derselben Art ausgehöhlt, wie ihre Eltern gewohnt gewesen waren, die Fichtennadeln von der Spitze her auszuhöhlen. — Ich muß gestehen, daß mich diese überaus rasche, schon in der zweiten Generation erfolgte Abgewöhnung eines alten Instinkts, und seine Ersetzung durch einen neuen, der sich dann seinerseits nur wieder schwer verdrängen läßt, mit Staunen erfüllt. Diese Sache ist so interessant und wichtig, daß sie einer besonderen Durcharbeitung unter allen Kautelen an einem großen Material und durch eine größere Reihe von Generationen wert erscheint und dieselbe hoffentlich bald finden wird.

Die Versuchsergebnisse, zu denen Schröder (1903) ebenfalls bei Insekten gelangt ist, berühren sich in vielen Beziehungen mit denen Pictets. Schröder (1903 B) vermochte durch Milieuänderung, indem er nämlich die Larven des kleinen Weidenblattkäfers, Phratora vitellinae, von ihrem gewöhnlichen Aufenthalt, den glattblätterigen Weiden, auf Weiden mit stark filzigen Blättern brachte, den Fortpflanzungsinstinkt dieses Käfers insofern erblich abzuändern, als die späteren Generationen mehr und mehr die fremde Weidenart für ihre Eiablage bevorzugten, was bei der ersten, verändert gehaltenen Generation nicht der Fall gewesen war.

Eine weitere erbliche Instinktsänderung vermochte Schröder (1903 B) bei Gracilaria stigmatella hervorzurufen. Diese Motte pflegt die Spitzen der Weidenblätter, von denen sie sich nährt, tütenförmig einzurollen und durch ein Gespinst zu befestigen. Schnitt nun Schröder alle Blattspitzen des von den Raupen be-

wohnten Baumes ab, so war diese Baumethode unmöglich gemacht. Viele der Raupen rollten aber trotzdem in Ermanglung der fehlenden Spitze eines der Ränder des Blattes oder beide ein, umwickelten sie und benutzten die so gebildete Blattsaumrolle als Wohnung.

Die Abkömmlinge dieser Raupen versetzte Schröder während ihres Raupenstadiums unter gleiche abnorme Bedingungen. Die Raupen der dritten Generation aber versetzte er wieder unter normale Bedingungen, das heißt, er ließ sie ihre Entwicklung auf Weiden mit unverstümmelten Blättern durchmachen. Obwohl jetzt kein Hindernis vorlag, den Instinkt in der normalen, von den Ureltern ausschließlich geübten Weise zu betätigen, hielt ein Teil der Raupen an der ihren Eltern und Großeltern aufgezwungenen Einrollung des Blattrandes fest. „Von den 19 Wohnungsanlagen zählten 15 zum Typus; 4 aber stellten, wie ich besonders hervorhebe, ein- oder beiderseitige Blattrandrollungen dar, ohne daß also experimentell eingegriffen wäre“ (Schröder, 1903 B, S. 165). — Ich möchte zu dieser zweiten Schröder'schen Versuchsreihe bemerken, daß ihre Ergebnisse besonders wichtig sind, weil sich hier jeder Gedanke an „Parallelinduktion“ mit Sicherheit ausschalten ließe, daß aber gerade wegen dieser Wichtigkeit eine Ausdehnung der Versuche auf weitere Generationen und überhaupt eine Verbreiterung der zahlenmäßigen Grundlage unbedingt notwendig erscheint, um jedes Hineinspielen von Zufälligkeiten auszuschalten.

Wir kommen jetzt zu dem lange Zeit hindurch in dieser seiner Bedeutung nicht gewürdigten, im Jahre 1904 aber von mir in der ersten Auflage der *Mneme* (S. 303, 304) als experimentelle Lösung unserer Frage zuerst verwerteten Vererbungsversuch Frl. v. Chauvins (1885) am mexicanischen Axolotl, Siredon (Amblystoma). Diese Molche sind vor ihren europäischen Verwandten, den allbekannten Tritonen und Salamandern, dadurch ausgezeichnet, daß sie am Ende ihrer Entwicklung nicht das Wasser verlassen und sich nicht unter Rückbildung der Kiemen zu Landmolchen umwandeln, sondern daß sie unter gewöhnlichen Verhältnissen im Wasser bleiben, die Kiemen behalten und als mit allen Attributen des Wasserlebens versehene Wasserformen, sagen wir kurz als Larven, geschlechtsreif werden und sich fortpflanzen. Man bezeichnet dieses Stehenbleiben der Entwicklung auf einer vor dem Endstadium liegenden Stufe, dieses Verharren und Geschlechtsreifwerden auf einem Larvenstadium als Neotenie. Beim mexicanischen Axolotl ist die Neotenie als normaler Zustand zu bezeichnen. Es gibt allerdings in Mexico auch Lokalrassen von Axolotln, bei denen

ähnliche Einwirkungen im Freileben eingetreten sind, wie die, denen Frl. v. Chauvin ihr Material experimentell ausgesetzt hat, und die erblich fixiert, zu nicht neotenischen Rassen geworden sind. Das Material jedoch, mit dem Frl. v. Chauvin experimentiert hat, und von dem wir hier reden, war so beschaffen, daß die jungen Tiere auf keinem Stadium der Entwicklung die Tendenz zeigten, spontan von der Kiemen- zur Lungenatmung überzugehen und sich in die Landform zu verwandeln. Bei einmal geschlechtsreif gewordenen Tieren ist die Verwandlung ohnehin ausgeschlossen.

Dagegen war Frl. v. Chauvin imstande, durch Anwendung besonderer Reize die Larven in einer bestimmten kritischen Entwicklungsphase zur Lungenatmung, Rückbildung der Kiemen, Verlassen des Wassers, schließlich zu vollkommener Metamorphose zum kiemenlosen Landmolch (Amblystoma) zu veranlassen. Die ersten Schritte auf diesem Wege sind immer das Außerfunktiontreten der Kiemen und das Infunktiontreten der Lunge, und der Reiz, durch den diese ersten Schritte hervorgerufen werden, ist die Beeinträchtigung der Kiemenatmung, die leicht dadurch zu erzielen ist, daß man es dem Tiere erschwert, seinen Sauerstoffbedarf aus dem die Kiemen umspülenden Wasser ausreichend zu decken.

Die auf diese Weise zur Metamorphose gebrachten Molche wurden dann weiter am Leben erhalten, bis sie als Landtiere geschlechtsreif wurden und sich fortpflanzten. Auch sie legen ihre Eier ins Wasser ab und die ausschlüpfenden Larven durchlaufen wie ihre Eltern ihre eigentliche Entwicklung in diesem Element. Haben sie aber die Stufe erreicht, in der der Beginn der Metamorphose überhaupt erst möglich wird — die Tiere besitzen dann eine Länge von 14—16 cm —, und in welcher man ihre Eltern, als man die Metamorphose einleiten wollte, unter Verhältnisse bringen mußte, die der Kiemenatmung besonders ungünstig waren, so ist letzteres bei den Nachkommen nicht mehr nötig. Trotzdem Frl. v. Chauvin viele solche Larven in reichlichem, luftreichem Wasser hielt, „kamen sie häufig an die Oberfläche, um Luft zu schöpfen, und hielten sich hier stundenlang auf, ein Benehmen, welches der Axolotl nur bei vorgeschrittenem Alter und in luftarmem Wasser zu zeigen pflegt.

Auch der weitere Verlauf der Umwandlung, den Frl. v. Chauvin bei derartigen Individuen sich vollziehen ließ, war nach Art und Tempo trotz jeden Fortfalls einer äußeren Nötigung ein wesentlich anderer, viel rapiderer, als er bei Abkömmlingen von unmetamorphosierten Axolotln in den Chauvin'schen Zuchten je eingetreten war. Frl. v. Chauvin kommt daher zu dem Schluß, daß es wohl außer

Zweifel sei, „daß dieser ausgeprägte Hang zur Fortentwicklung durch Vererbung auf diese Individuen übergegangen war“[1]).

Ist bei diesem Versuche eine erbliche Beseitigung einer normalerweise vorhandenen Neotenie erzielt worden, so liefern das Gegenstück dazu Versuche KAMMERERS (1909 A) mit der Geburtshelferkröte, Alytes obstetricans, bei der eine Hervorrufung von Neotenie, die bei Kröten und Fröschen in der Natur nie vorkommt, vom Experimentator durch Anwendung künstlicher Mittel erzielt worden ist. Diese experimentell erzeugte Neotenie tritt alsdann bei der Nachkommenschaft wieder in Erscheinung, ohne daß jene künstlichen Mittel wieder bei ihr in Anwendung zu kommen brauchen. Als Hauptmittel zur Hervorrufung der Neotenie bediente sich KAMMERER des Kunstgriffes, die Larve vor dem eigentlichen Ausschlüpfen aus ihrer Hülle herauszupräparieren, den Embryo somit zur freien Larve zu machen und ihn dadurch zu zwingen, sich vorzeitig dem Leben außerhalb der Eihülle im Wasser anzubequemen. Als unterstützende Faktoren wurden außerdem Dunkelheit, Kälte, Luftreichtum, große Menge und Ruhe des Wassers, in dem solche Larven aufgezogen wurden, und schmale Kost angewendet. Auf

---

[1]) v. HANSEMANN (1909, S. 313) hat auch gegen diesen Versuch den Zuchtwahleinwand erhoben: „Es ist nun eine Beobachtungstatsache, daß, wenn man versucht, Axolotl in Amblystoma überzuführen, das durchaus nicht bei allen Tieren gelingt, ja wenn man dieselben zwingt, aufs Trockene zu gehen, geht eine Anzahl Axolotl dabei zugrunde. Man könnte danach die Tiere in zwei Gruppen teilen, solche, die die Fähigkeit besitzen, sich in Amblystomen umzuwandeln und ans Land zu gehen, und solche, die die Fähigkeit nicht haben. Es ist eigentlich ganz selbstverständlich, daß die ersteren diese Fähigkeit auf ihre Nachkommen übertragen und ebenso die zweiten die mangelnde Fähigkeit. Frl. v. CHAUVIN hat also ganz unbewußt eine Auslese getroffen und hat eine Sonderung dieser beiden Formen von Axolotl hervorgebracht.“

Es ist mir rätselhaft, wie v. HANSEMANN es als eine „Beobachtungstatsache“ bezeichnen kann, daß die Überführung der Wasserform in die Landform (Axolotl in Amblystoma) im entsprechenden Stadium „durchaus nicht bei allen Tieren gelingt, ja wenn man dieselben zwingt, aufs Trockene zu gehen, geht eine Anzahl Axolotl dabei zugrunde“. Diese Behauptungen sind dem klaren Wortlaut der Mitteilungen und der Tabelle gegenüber, die Frl. v. CHAUVIN in ihrer von v. HANSEMANN zitierten Abhandlung von 1885 gibt, unrichtig. Bei den 24 Exemplaren entsprechenden Stadiums, über die Frl. v. CHAUVIN in jener Arbeit berichtet, gelang ausnahmslos die Erzwingung der Metamorphose, und nicht ein einziges dieser Tiere ging dabei zugrunde, obwohl sie sich, weil in großen Aquarien mit kühlem luftreichem Wasser aufgezogen und infolgedessen im Besitz stark entwickelter Kiemen befindlich, nur durch starken Zwang zur Metamorphose bringen ließen. (Vgl. die Tabelle S. 369 in der CHAUVIN'schen Arbeit von 1885 und die genauen Angaben dazu S. 368—371.)

diese Weise gelang es in einem Falle, eine geschlechtsreife weibliche Krötenlarve zu erzielen, deren Larvenmerkmale (breiter Ruderschwanz, drüsenarme Haut, ausschließlicher Wasseraufenthalt) eine ausgesprochene Neotenie bezeugten. Da in allen anderen Fällen es nur gelungen war, die Metamorphose hinauszuschieben, nicht aber sie ganz zu verhindern, vielmehr stets bei Eintritt der Geschlechtsreife doch noch Metamorphose erfolgt war, so blieb, um die Vererbung zu prüfen, nichts anderes übrig, als die einzig vorhandene geschlechtsreife Larve mit einem gewöhnlichen vollentwickelten Krötenmännchen zu paaren. Trotz der Ungleichheit dieses Paares hat seine gesamte Nachkommenschaft (16 Exemplare) zurzeit von KAMMERERS Publikation die richtige Verwandlungszeit bereits um etwa $1^1/_2$ Jahr überschritten, besitzt erst Hinterbeine, und der Verwandlungstrieb scheint ganz abhanden gekommen zu sein. Und dabei befinden sich die Larven unter Bedingungen, welche eher dem Eintritt der Metamorphose als der Neotenie förderlich sind: gemäßigte Temperatur, volles Tageslicht, (selbst Sonnenschein), gute Fütterung, kleine Menge und seichter Stand des Wassers. Wir beobachten hier also eine ausgesprochene Vererbung der dem einen der Eltern mit Erfolg aufgezwungenen Neotenie. Dagegen konnte KAMMERER eine Vererbung in solchen Fällen nicht beobachten, in denen es nur gelungen war, bei den Eltern die Metamorphose zu verzögern, nicht aber bis zum Eintritt der Geschlechtsreife völlig zu unterdrücken, in denen also der Eingriff bei den Eltern nur von einem verhältnismäßig geringen Erfolg begleitet war, dem naturgemäß in seinem Einfluß auf die Keimzellen die schließlich doch noch eintretende Metamorphose entgegenwirken mußte. Auch liegt, wie ich schon oben (S. 79) hervorhob, der Gedanke nahe, daß die Keimzellen der Wirbeltiere eine „sensible Periode“ besitzen, ähnlich der bei Käfern von TOWER nachgewiesenen, die uns unten noch ausführlich beschäftigen wird. Fällt dieselbe hier wie dort in die Reifezeit der Keimprodukte, so würde dies eine weitere Erklärung dafür sein, daß die Neotenie sich nur dann manifest vererbt, wenn sie während der sensiblen Periode der Keimzellen noch besteht und nicht vor oder während derselben durch die Metamorphose verdrängt worden ist[1]).

KAMMERER hat bei seinen Versuchen mit den Geburtshelferkröten noch verschiedene andere für unsere Frage wichtige Ergebnisse erzielt, von denen wir hier nur diejenigen erwähnen wollen,

[1]) Dies ist die Deutung, die KAMMERER selbst (1909 A, S. 529) diesem Befunde gibt.

bei denen es durch äußere Einwirkung gelang, Zwergwuchs bzw. Riesenwuchs bei den Eltern zu erzeugen, was sich bei Fortfall jener Einwirkungen auf die späteren Generationen vererbte.

Etwas ausführlicher möchte ich auf den Versuch eingehen, das sich entwickelnde Tier zu zwingen, seine Entwicklung länger als normal auf dem Lande durchzumachen. Bekanntlich legen die Geburtshelferkröten ihre Eier nicht wie die anderen Kröten und die Frösche ins Wasser ab, wo sich die Entwicklung bis zur Metamorphose vollzieht, sondern das väterliche Tier leistet seinem Weibchen Geburtshilfe, indem es ihm die Laichschnur aus der Kloake zieht, sie um seine Hinterschenkel wickelt und hier so lange herumträgt, bis die Eier zum Ausschlüpfen reif sind. Jetzt begibt sich der Vater mit seiner Brut ins Wasser und die Larven sprengen hier ihre Hüllen auf einem Stadium, das ein viel vorgerückteres ist als bei unseren übrigen Froschlurchen. Die Larven besitzen beim Ausschlüpfen allerdings noch keine Extremitäten, aber bereits Hornkiefer, welche ihnen beim Durchbrechen der Hülle wichtige Dienste leisten, sowie auch innere Kiemen.

Es gelang nun Kammerer durch geeignete Mittel, die Larven bis zur zweibeinigen Entwicklungsstufe auf dem Lande aufzuziehen; dann allerdings muß man sie, um Absterben zu verhüten, ins Wasser bringen. Solche „Landlarven“ sind dickhäutiger, haben schmäleren Flossensaum, hingegen stärkere Muskelpartie des Schwanzes. Besonders interessant ist bei ihnen die abnorme Ausbildung der Lungen. Bei normal aufgezogenen Larven stellen diese einfache glattwandige Schläuche dar; bei den gleichaltrigen „Landlarven“ sind es bereits in Waben und Bläschen abgeteilte Säcke, die sich in Form und Struktur den Lungen der ausgebildeten Kröten nähern.

Läßt man nun die aus solchen „Landlarven“ hervorgegangenen (nebenbei bemerkt, verzwergten) Kröten sich fortpflanzen, so zeigt sich bei den Nachkommen, auch wenn man sie nicht wiederum unter anormale Bedingungen bringt, sie also nicht als Landlarven aufzieht, sondern sie zur normalen Zeit ins Wasser bringt, außer anderem die äußerst wichtige Vererbungserscheinung, daß die Lunge statt den diesen Stadien entsprechenden glattwandigen Schlauch zu bilden, sich durchaus verfrüht zu einem wabigen, aus vielen Bläschen zusammengesetzten Organ ausbildet.

Ebenso wichtig als dieser ist ein anderer Vererbungsversuch Kammerers. Hält man die zeugungsfähigen Geburtshelferkröten in einer hohen Temperatur von 25—30° C, so veranlaßt die ungewohnte

Hitze die Tiere, sich in dem ihnen stets zur Verfügung stehenden Wasserbehälter vor einer zu großen Austrocknung der Haut zu schützen. Hier findet dann auch Begattung und Eiablage statt. Da nun die Gallerte der Laichschnur im Wasser sofort aufquillt und ihre gewöhnliche Klebrigkeit verliert, so gelingt es unter diesen Umständen dem Männchen nicht, dieselbe an seinen Schenkeln zu befestigen. Sie gleitet ab und bleibt im Wasser liegen, und die Entwicklung der Eier findet nun ohne Brutpflege und von Anfang an im Wasser statt. Hatte man durch Wiederholung dieser Behandlung während mehrerer Laichperioden die betreffenden Elterntiere an ein Aufgeben ihres Brutinstinkts gewöhnt, so daß die Ablage der Laichschnüre im Wasser zu einem festen Instinkt geworden war, so blieb es dabei und kam es nicht zu einem Wiedereintritt der Brutpflege, wenn in den nächsten Laichperioden die Tiere in niedrigere Normaltemperaturen zurückversetzt wurden. Erst in späteren Laichperioden und ganz allmählich kehrten sie unter dauernd normalen Bedingungen wieder zu ihren ursprünglichen Instinkten zurück. Um die Vererbung dieses veränderten Instinkts zu prüfen, übertrug nun Kammerer die Eier so veränderter Tiere in normale Bedingungen, und jetzt trat, vorausgesetzt, daß die Instinktsänderung bei den Eltern schon feste Norm geworden war, die Vererbung in aller denkbaren Deutlichkeit hervor: die geschlechtsreif gewordenen Geburtshelferkröten der zweiten (F_1-) Generation suchten, auch wenn unter ganz normalen Bedingungen gehalten, das Wasser auf, begatteten sich und setzten dort ihre Laichschnüre ab, ohne sich weiter um sie zu kümmern. Dies tun auch Tiere, die aus Eiern stammen, die man nicht im Wasser sich hat entwickeln lassen, sondern die man, obwohl von ihren Eltern ins Wasser abgelegt, künstlich unter die normalen Entwicklungsbedingungen gebracht hat. Entscheidend für das Laichbenehmen dieser zweiten sowie auch für die Entwicklungsweise der dritten Generation ist also nur die Frage nach dem Laichbenehmen der ersten Generation. Dies wird durch wichtige Kontrollversuche Kammerers (1909 A, S. 500) erwiesen. Denn bei Nachkommen aus Eiern, die dem brutpflegenden Männchen gewaltsam abgenommen und im Wasser gezeitigt wurden, erhielt sich der normale Begattungs-, Geburtshilf- und Brutinstinkt ebensowohl in zweiter wie in dritter Generation.

Auch in der Enkelgeneration (F_2) erhält sich noch der veränderte Instinkt, selbst wenn diese Generation ebenso wie ihre Eltern (F_1) unter den normalen Bedingungen gehalten wird. Frei-

lich zeigt sich bei der F_2-Generation unter dem fortdauernden Einfluß der nun wieder wirkenden gemäßigten Temperaturbedingungen insofern eine Abweichung, als die Tiere allmählich wieder in ihre alten Fortpflanzungsgewohnheiten (Begattung auf dem Lande, Brutpflege durch das Männchen) zurückfallen, ein Beweis dafür, daß die Fixation der Instinktsänderung noch keine sehr feste geworden ist, und daß es sich nicht um eine gewöhnliche „Mutation" in dem Sinne handelt, den man dieser Bezeichnung gewöhnlich beizulegen pflegt. Ich komme darauf noch im 11. Kapitel zurück. Im 10. Kapitel werden wir die von Kammerer festgestellte Tatsache ausführlich zu behandeln haben, daß bei Kreuzung von brutpflegenden mit nicht brutpflegenden Alytes Spaltungserscheinungen, wie sie der alternativen Vererbung eigentümlich sind, auftreten.

Bringt man weder die durch die erwähnten Mittel zur Begattung auf dem Lande gezwungene und der Brutpflege entwöhnte Elterngeneration von Alytes, noch auch ihre Kinder, Enkel, Urenkel in die gewöhnlichen Existenzbedingungen zurück, sondern hält sie dauernd in einer abnorm warmen Umgebung, so ist natürlich ein Rückfall in den alten Geburtshelferinstinkt ausgeschlossen. Die Tiere begatten sich im Wasser und legen daselbst ihre Eier ab. Von der Enkelgeneration an tritt aber dann eine weitere, höchst interessante Erscheinung auf.

Bekanntlich besitzen die Männchen der im Wasser kopulierenden Frösche und Kröten eigentümliche sekundäre Geschlechtsmerkmale, die Brunstschwielen, die sich während jeder Brunst vergrößern und so charakteristisch sind, daß ihre Topographie und Konfiguration in der Systematik besondere Verwertung findet. Sie haben funktionell die Bedeutung, dem Männchen die Umklammerung des Weibchens im Wasser zu ermöglichen, und parallel damit geht eine ebenfalls morphologisch sehr deutliche Hypertrophie der Vorderarmmuskulatur beim Männchen, durch die die ganze Gliedmaße eine charakteristische einwärts gekrümmte Stellung erhält. Diese sekundären Geschlechtsmerkmale nun fehlen bei den auf dem Lande kopulierenden Alytesmännchen. Wenigstens fehlten sie total bei der nach vielen Hunderten von Exemplaren zählenden Rasse, mit der Kammerer experimentiert hat. Zwang nun dieser Forscher in der von uns geschilderten Weise die Tiere zur Kopulation und Eiablage im Wasser, so trat bei der betreffenden Generation, auch wenn dieser Fortpflanzungsmodus bei ihr allmählich zur festen Norm wurde, noch keine Andeutung von Brunstschwielen auf; dasselbe war bei der ersten unter gleichen Verhältnissen weiter-

gezüchteten Nachkommengeneration F_1 der Fall. Bei der zweiten Generation F_2 dagegen trat am Daumen und Daumenballen bereits Rauhigkeit auf, und in der dritten F_3 waren die brünstigen Männchen sämtlich mit typischen, schwarzgrau verfärbten Schwielen an der Oberseite des Daumens und am Daumenballen versehen. Ebenso zeigte sich bei ihnen die Hypertrophie der Vorderarmmuskulatur, derzufolge die Extremität mehr nach einwärts gekrümmt wird, und die Handflächen näher der Medianlinie auf den Boden aufgestemmt werden.

In den eben zitierten Arbeiten Kammerers findet sich noch eine Fülle von Mitteilungen über andere durch äußere Beeinflussung hervorgerufene und durch Vererbung festgehaltene Veränderungen, deren hinreichend genaue Wiedergabe jedoch hier zu viel Raum beanspruchen würde, weshalb auf die Lektüre der Originalschriften verwiesen werden muß. Wir wollen aber schließlich noch über eine Reihe anderer fundamentaler Vererbungsversuche Kammerers mit der nötigen Ausführlichkeit berichten.

Der bekannte Feuersalamander, Salamandra maculosa, bringt normalerweise zahlreiche (14—72) Junge als kiementragende, durchschnittlich 25 mm lange Larven zur Welt, die ins Wasser abgesetzt werden und dort noch einen längeren Entwicklungsgang durchmachen, bis sie nach Monaten ihre Kiemen verlieren, das Wasser verlassen und sich völlig zu Landmolchen umwandeln. Kammerer (1904) glückte es nun zunächst, die Weibchen durch äußere Einwirkungen zu veranlassen, ihre Nachkommen länger als gewöhnlich im Uterus zu behalten, dann, durch Wiederholung der Einwirkung diese Spätgeburten zu habituellen zu machen. Die Einwirkung selbst bestand in nichts anderem als einfach in der Entziehung des Wasserbeckens, in das die Weibchen die Larven hätten absetzen können. Als Hilfsfaktor wurde in manchen Fällen daneben noch das Halten der Tiere bei niedriger Temperatur (für gewöhnlich bei 12°, Winterschlaf bei 2—4°) angewandt. Jedoch sei hervorgehoben, daß die Temperaturerniedrigung allein angewandt nicht genügte, einen Erfolg in gewünschtem Ausmaß hervorzurufen. Bei Wiederholung der Versuche wird es sich überhaupt empfehlen, ausschließlich mit dem einfachen Faktor der Entziehung des Wasserbeckens zu arbeiten, der nach Kammerer zur Erzielung des erstrebten Erfolges vollständig genügt. Dadurch würde die Beurteilung dieses Falles noch vereinfacht werden, und der beliebte Einwand der „Parallelinduktion“, auf den wir im 8. und 9. Kapitel näher eingehen, wäre auch physikalisch ausgeschlossen.

Der Werdegang der Veränderung von Salamandra maculosa vollzog sich sodann nach Kammerer (1904, 1907) in vier Stufen, die vom Larvengebären im Wasser, wie es bei Salamandra maculosa normalerweise Brauch ist, zum Vollmolchgebären auf trockenem Lande, und zwar in der Art, wie es beim Alpensalamander, Salamandra atra, Brauch ist, hinführen: 1. Viele Larven von 25—30 mm Länge werden statt ins Wasser auf dem Lande abgesetzt. 2. Ebenda wird eine geringere Anzahl von Larven aber innerhalb ein und desselben Wurfes gleichen Stadiums geboren. Zugleich mit den wohlausgebildeten Embryonen gehen ziemlich viele teratologische, nicht lebensfähige Abortivembryonen ab. 3. Eine noch geringere Anzahl (höchstens 7) Larven, die knapp vor der Metamorphose stehen, mit reduzierten Kiemen oder ohne solche, aber mit noch offenen Kiemenspalten, oder bereits frisch verwandelte Vollsalamander werden abgesetzt. 4. Auch diese geringe Individuenanzahl des Wurfs vermindert sich noch von einer Graviditätsperiode zur anderen, bis, wie bei Salamandra atra, die Zahl der Nachkommen konstant auf zwei (ein Fötus in jedem Uterus) stehen bleibt.

Kammerer (1907) zog nun eine Anzahl von Jungen auf, die geboren waren, als ihre Mütter die höchste Stufe habituellen Spätgebärens erreicht hatten, und paarte sie untereinander. Brachte er dann die befruchteten Weibchen dieser zweiten Generation in durchaus normale Verhältnisse, also hielt er sie feucht und nicht zu kühl und stellte er ihnen dauernd ein Wasserbecken zur Verfügung, so gebaren sie, obwohl jetzt jeder äußere Faktor für das Spätgebären wegfiel, doch nicht in der für ihre Spezies normalen Art und Weise, sondern lieferten ohne Ausnahme von Anfang an Spät- und Spärlichgeburten. Es waren zwar noch keine metamorphosierten Vollmolche, die sie zur Welt brachten, aber in allen Fällen standen sie der Metamorphose außerordentlich viel näher als die normalen Larven. Auch war die Zahl der Jungen von normalerweise 14—72 auf 5, 4 und 2 Junge bei je einem Wurf zurückgegangen. Bezüglich der ebenfalls sehr interessanten vererbten körperlichen und Instinktsänderungen der Neugeborenen verweise ich den Leser auf die Originalangaben und Abbildungen Kammerers.

Ein Gegenstück zu diesen frappanten Versuchsergebnissen bei Salamandra maculosa lieferten die Experimente Kammerers an Salamandra atra, dem Alpensalamander, der, wie schon oben erwähnt, normalerweise nur zwei bereits völlig metamorphosierte, d. h. kiemenlose, lungenatmende, mit rundem saumlosem Schwanz ver-

sehene Junge auf dem trockenen Lande absetzt. Durch äußere Beeinflussungen verschiedener Art vermochte KAMMERER beim Alpensalamander Frühgeburten einzuleiten und diese stufenweise zu steigern und habituell zu machen. Auch diese Eigentümlichkeit vererbte sich auf die Jungen, die, selbst wenn man sie unter den für ihre Art normalen Verhältnissen hielt und alle jene äußeren Beeinflussungen fortließ, doch ausnahmslos Frühgeburten durchmachten, d. h. zahlreichere kiementragende, mit Flossensaum versehene Larven ins Wasser absetzten.

Durch mäßige Temperaturerhöhung vermochte KAMMERER (1911 A) die normalerweise lebendig gebärende Lacerta vivipara ovipar zu machen. Auch hier erhielt sich diese Eigentümlichkeit bei der Nachkommenschaft, selbst wenn sie bei niedriger Temperatur gehalten wurde. Hält man Lacerta serpa bei hohen Temperaturen (30—35° C), so produzieren die Weibchen statt der normalerweise ovalen, pergamentschaligen Eier in einem von Legeperiode zu Legeperiode zunehmendem Maße Eier von mehr und mehr runder Form, die von einer festen kalkhaltigen Schale umgeben sind. Die aus solchen Eiern ausgeschlüpften Jungen legen abermals hartschalige, kugelrunde Eier, auch wenn sie unter den Bedingungen der Kontrollzucht mit weichschaligen Eiern gehalten werden (KAMMERER 1911 B).

Ich schließe hiermit meinen Bericht über die wichtigsten Experimentalbeweise, zu denen noch weiteres hinzukommt, was wir im 8. Kapitel zu behandeln haben werden[1]). Wir haben oben unser Problem folgendermaßen formuliert: Läßt sich unter günstigen Umständen eine Vererbung von bei der Elterngeneration in Erscheinung getretenen Reiz- bzw. Erregungswirkungen nachweisen, die sich entweder durch das spontane Wiederauftreten der betreffenden Reaktionen (Bildungs- oder Betätigungsvorgänge)

---

[1]) Ich habe es ganz unterlassen, in meinen Ausführungen auf die Frage nach der Vererbung der erworbenen Immunität einzugehen. Ich halte diese Frage, mit der sich besonders O. HERTWIG (1898, 1909) beschäftigt hat, für noch nicht spruchreif. Mit Sicherheit erwiesen ist durch die bisherigen Experimente nur ein intrauteriner Übergang der mütterlichen Antikörper in den Kreislauf des Fötus, also keine Vererbung in dem Sinne, wie wir das Problem formuliert haben (vgl. die Zusammenstellung von MORGENROTH 1904). Versuche von GLEY und CHARRIN (1893, 1894) sprechen allerdings für die Möglichkeit einer Übertragung der Widerstandsfähigkeit gegen Bakteriengifte durch das Männchen allein, doch bedarf dies noch weiterer experimenteller Prüfung. Was aber vor allem not tut, ist eine Ausdehnung der Versuche über längere Generationsreihen, die bisher noch ganz fehlt, und meiner Ansicht nach mit großer Wahrscheinlichkeit zu positiven Ergebnissen führen wird.

oder wenigstens durch das Bestehen einer Disposition für ihr Wiederauftreten bei der Deszendenz manifestiert? Angesichts der im vorliegenden Abschnitt vorgelegten übereinstimmenden experimentellen Ergebnisse, denen sich die in den folgenden Abschnitten noch zu bringenden harmonisch angliedern, muß die Antwort auf diese Frage uneingeschränkt Ja lauten. Das Milieu, das heißt die aus der Umwelt kommenden Reize wirken nicht nur, wie längst bekannt, in hohem Maße umbildend auf die ihnen unmittelbar ausgesetzten Organismen, sondern viele der auf diese Weise erzeugten Veränderungen der Eltern manifestieren sich deutlich bei den Nachkommen, ohne daß letztere ihrerseits den Reizen von neuem ausgesetzt zu werden brauchen. In dieser bestimmten Aussage haben wir das übereinstimmende, bei Tieren und bei Pflanzen für morphologische und dynamische Veränderungen gewonnene Resultat der experimentellen Forschung zu erblicken.

Siebentes Kapitel.

Die Induktion der Keimzellen und die Möglichkeiten ihres Zustandekommens.

Wir haben in den vorigen Kapiteln eine Fülle experimenteller Tatsachen kennen gelernt, aus denen sich eine bejahende Antwort ergibt auf die von uns im zweiten Kapitel gestellte Frage: Läßt sich eine Vererbung von bei der Elterngeneration erfolgten Reiz- bzw. Erregungswirkungen dadurch nachweisen, daß sich bei der Nachkommenschaft die Reaktionsnorm verändert zeigt, ohne daß diese Nachkommenschaft ihrerseits den gleichen Einflüssen von neuem ausgesetzt gewesen wäre? Mit dieser Bejahung ist aber das Gesamtproblem noch in keiner Weise erschöpfend gelöst. Es erwächst uns vielmehr jetzt zunächst die Aufgabe, das vorgelegte Tatsachenmaterial in bezug auf die folgenden beiden Fragen einer weiteren Prüfung zu unterziehen. Erstens: Auf welchem Wege kommt die Veränderung der Reaktionsnorm zustande? Zweitens: Von welcher Beschaffenheit müssen die in der Nachkommenschaft sich manifestierenden Veränderungen sein, um den Namen einer Veränderung der Reaktionsnorm zu verdienen? Der Untersuchung der ersten dieser beiden Fragen sollen die folgenden drei Abschnitte gewidmet sein, während sich eine Beantwortung der zweiten aus dem 11. Kapitel ergeben wird.

Wenn Einflüsse irgendwelcher Art auf einen Organismus einwirken, und wir daraufhin die Beschaffenheit seiner Nachkommen in einer bestimmten Weise verändert finden, so muß der betreffende Einfluß die Keimzellen des elterlichen Organismus auf irgendeinem Wege erreicht und verändert haben. Bei vegetativer Vermehrung spielen Keimzellen keine Rolle, bei dieser Vermehrungsart kann man aber auch nicht von Eltern und Nachkommen reden; hierauf gehe ich erst im 10. Kapitel ein.

Auf welchem Wege kann nun ein verändernder Einfluß zu den im Körper der Elterngeneration eingeschlossenen Keimzellen

gelangen? Hier sind zwei Möglichkeiten gegeben. Äußere Einwirkungen können die Keimzellen direkt treffen. So werden z. B. die Keimzellen eines Kaltblüters, also eines Tiers, dessen Eigentemperatur von der äußeren Temperatur nicht unabhängig ist, sondern mit ihr schwankt, von jeder hinreichend lange dauernden Temperaturerniedrigung oder Temperaturerhöhung direkt betroffen werden. Radium- und Röntgenstrahlen wirken durch den Körper hindurch direkt und so gut wie unabgeschwächt auf die Keimzellen. Chemische Stoffe können durch den Blut- und Saftstrom direkt bis zu den Keimzellen gelangen. Es ist also die Möglichkeit gegeben, daß diese und noch andere energetische Einflüsse, die wir aus der Physik und Chemie kennen, unabgeschwächt als solche zu den Keimzellen gelangen. Diese nicht zu Erregungen transformierten energetischen Einflüsse habe ich (1910) als elementare Energien bezeichnet.

Nun ist aber noch eine zweite Möglichkeit einer energetischen Beeinflussung der Keimzellen gegeben. Dieselben stehen, solange sie sich aus dem Gewebsverbande des elterlichen Organismus noch nicht abgelöst haben, in genau demselben organischen Zusammenhang mit ihm, wie jede beliebige Körperzelle. Die Keimzellen dem übrigen Körper, dem „Soma" prinzipiell gegenüberzustellen, mag in manchen Beziehungen gerechtfertigt sein, ist es aber nicht in bezug auf den morphologischen und physiologischen Zusammenhang des Körperganzen.

Wie ich in meiner Arbeit über den Reizbegriff (1910) und in der dritten Auflage der *Mneme* (1911) ausgeführt habe, sagen: wir von einer elementaren Energie dann aus, daß sie als Reiz auf einen Organismus wirkt, wenn sie in seiner reizbaren Substanz Erregungen auslöst. Auch die Erregung ist ein energetischer Vorgang und wahrscheinlich wird man im Laufe der Zeit dahin gelangen, sie auf elementar-energetische Vorgänge zurückzuführen. Solange wir aber noch nicht so weit sind, empfiehlt es sich, für diese physikalisch-chemisch noch nicht hinreichend erforschte Energieform eine besondere Benennung in Anwendung zu bringen. Wir können sie als Erregungsenergie bezeichnen und können sagen: beim Reizvorgang findet im Organismus eine Transformation von elementarer Energie in Erregungsenergie statt, bzw. da hierbei auch die im Organismus aufgespeicherten Spannkräfte eine Rolle spielen: beim Erregungsvorgang löst elementare Energie Erregungsenergie aus.

Die Frage erhebt sich nun: sind die erregungs-energetischen Vorgänge, die im Körper der Organismen ablaufen, ohne jeden Einfluß auf die Keimzellen? Zur Beantwortung dieser Frage wollen

wir uns nunmehr wenden. Ehe wir aber die übrigen Gründe für und wider eine Beeinflussung der Keimzellen durch im Soma ablaufende Erregungen, also für und wider „somatische Induktion“ erörtern, haben wir noch eine anatomische und physiologische Feststellung vorauszuschicken.

Ribbert hat vor kurzem (1911) den Satz ausgesprochen, „daß die Beziehungen zwischen Eltern und Keim lediglich durch die Säfte, also auf chemischem Wege vermittelt werden“. Diese Behauptung ist aber doch nur dann richtig, wenn man „Keim“ gleichbedeutend mit „Fötus“ gebraucht, der, wie dies bei den Säugetieren und dem Menschen der Fall ist, behufs uteriner Ernährung eine neue, sekundäre Beziehung zum elterlichen (mütterlichen) Körper eingegangen ist. Nun ist es ganz selbstverständlich, daß, sobald sich die Keimzelle von ihrem Mutterboden gelöst hat und damit außer Verband des elterlichen Körpers getreten ist, von einer Vererbung zwischen diesen beiden nunmehr getrennten Individualitäten nicht mehr gesprochen werden kann, auch nicht, wenn später wieder eine sekundäre Verbindung geschaffen wird.

Die Diskussion über die Möglichkeit oder Unmöglichkeit einer Reizübertragung vom Soma auf den „Keim“ bezieht sich natürlich nur auf die Zeit vor der Lösung der Keimzellen aus dem geweblichen Zusammenhang des Ovariums oder Hodens und ist auch nie in anderem Sinne geführt worden. Vor dieser Loslösung gehört aber jede männliche und weibliche Keimzelle genau ebenso dem Gesamtverbande des elterlichen Soma an, wie jede typische Körperzelle. Dies ist eine für das ganze Tier- und Pflanzenreich feststehende anatomische Tatsache. Zu ihrer Illustrierung sei hier nur an die Fortsätze der Zellen des Follikelepithels erinnert, die sich beim Säugetierei so deutlich wahrnehmbar durch die Porenkanäle der Zona pellucida in das Eiinnere erstrecken und eine protoplasmatische, also reizleitende Verbindung zwischen Soma und Keimzelle bis in späte Reifestadien der letzteren aufrecht erhalten. Ebenso bleiben auch die männlichen Keimzellen bis kurz vor ihrer Loslösung in genau demselben histologischen Verband mit dem Gesamtkörper wie die nicht der Fortpflanzung dienenden somatischen Zellen dieses letzteren. Solange die Keimzelle sich nicht von ihrem Mutterboden gelöst hat, steht sie demnach bei Tieren und Pflanzen in einer protoplasmatischen (reizleitenden) Verbindung mit dem elterlichen Körper.

Nur der Umstand, daß ein so anerkannter Forscher wie Ribbert diesen Einwand erhoben hat, hat mich zu dieser Darlegung ver-

anlaßt, der ich der Vollständigkeit wegen noch ein Wort zur Ausschaltung eines anderen häufig wiederkehrenden Mißverständnisses hinzufügen will. Manche Leser denken, wie ich aus mancherlei Anzeichen entnehme, wenn von Reizleitung die Rede ist, ausschließlich an das Nervensystem, an ausgebildete nervöse Strukturen. Die nervöse Differenzierung stellt nun allerdings den höchsten Grad der Ausbildung der reizbaren Substanz in der Richtung der Erregbarkeit und Erregungsleitung dar; keineswegs besitzt sie aber hier ein Monopol. Vielmehr sind diese Eigenschaften Fundamentaleigenschaften aller lebenden Substanz, die sich auch an den Zellen der Protisten, der Pflanzen, an nicht nervös differenzierten tierischen Zellen nachweisen lassen. Die nervöse, in zweiter Linie auch die bloße fibrilläre Differenzierung, welche letztere ja auch häufig schon bei Protisten gefunden wird, bedeuten nur eine graduelle Vervollkommnung des Leitungsvermögens besonders in der Richtung der Raschheit der Leitung und des Fehlens einer Abschwächung (Dekrements) bei derselben. Wir kommen also zu dem Schluß: jede protoplasmatische Verbindung ist eine reizleitende Verbindung, und da alle Zellen, solange sie sich im Gewebsverbande des Organismus befinden, protoplasmatisch (plasmatische Verbindungen der Tiere, Cytoplasmafäden der Pflanzen) zusammenhängen, sind sie also auch einschließlich der Keimzellen reizleitend untereinander verbunden. Soma und die im Gewebsverband befindlichen Keimzellen bilden demnach ein morphologisch zusammenhängendes System und, da sich isolatorische Einrichtungen zwischen beiden Bestandteilen nicht finden, eine physiologische Einheit.

An dieser Stelle möchte ich noch kurz auf einen Einwand eingehen, der mir von Weismann gemacht worden ist. Weismann tadelte es, daß ich auf die Frage, was denn eigentlich versandt wird von den gereizten Teilen der Peripherie des Körpers nach den Keimzellen, nicht eingegangen sei; „jedenfalls keine ‚Engramme', nur Reize. Aber die Nerven sind doch keine Schienengeleise, auf denen alle möglichen Reize weitertransportiert und irgendwo abgeladen werden, sondern sie sind selbst reizbare Substanz, deren Reizung Nervenströme erzeugt, deren Qualität möglicherweise bei allen dieselbe ist" (Weismann 1906, S. 5). Diese Einwände fußen auf Anschauungen, die von der physiologischen Forschung schon seit vielen Jahrzehnten überwunden worden sind. Die „Nervenströme", von denen Weismann spricht, sind elektrische Phänomene, die als Begleiterscheinungen der Erregungsvorgänge auftreten, sie sind nicht etwa identisch mit denselben. Biedermann sagt dar-

über in seiner Elektrophysiologie (1895, S. 468): „Man hat oft in ganz entsprechender Weise die Tätigkeit des Nervensystems mit der Wirkung eines Telegraphennetzes verglichen, und wenn man sich dabei nur gegenwärtig hält, daß das, was in den Nerven fortgepflanzt wird, sicher nicht Elektrizität ist, so bietet der Vergleich immerhin ein anschauliches Bild. Gerade in bezug auf den letzteren Punkt hatte man sich jedoch schon vor der Entdeckung der Grundphänomene der Elektrophysiologie sehr übertriebenen Vorstellungen zugewendet und stets gehofft, das Wesentliche der Nerventätigkeit in elektrischen Phänomenen zu finden. Wie beim Muskel haben sich diese Hoffnungen nicht oder wenigstens nicht in dem ursprünglich erwarteten Sinne erfüllt, und wenn auch noch neuerdings der mißlungene Versuch gemacht wurde, die alte Lehre von der Identität des Nervenprinzips mit strömender Elektrizität wieder zu beleben (Albrecht), so kann doch ernstlich nicht davon die Rede sein. Vielmehr müssen wie beim Muskel auch die elektromotorischen Wirkungen der Nerven als Begleiterscheinungen chemischer Prozesse aufgefaßt werden und wie dort ist ihre eigentliche Bedeutung noch nicht genügend klargestellt."

Was nun die andere Seite des Weismann'schen Einwandes, die angebliche Gleichartigkeit des Erregungsprozesses in allen Nervenfasern anlangt, so bin ich auf diese Frage bereits in der ersten Auflage der *Mneme* (Anm. S. 154, 155, dritte Aufl. Anm. S. 164, 165) ausführlich eingegangen. Weismann hat dieser Anmerkung und der darin zitierten Hering'schen Schrift „Zur Theorie der Nerventätigkeit" (1899) keine Aufmerksamkeit geschenkt. In Herings klassischer Abhandlung wird die Auffassung, daß der Erregungsprozeß in einer und derselben Faser qualitativ immer derselbe und nur nach Intensität und zeitlichem Verlauf verschieden sei, wie ich glaube endgültig widerlegt[1]). Will man also die Leitungsfunktion der Nerven und anderer reizbarer Substanz durchaus mit der von elektrischen Leitungsdrähten vergleichen, was natürlich nur rein bildlich und mit jedem möglichen Vorbehalt geschehen dürfte, so ziehe man die vielgestaltige telephonische, nicht die einförmige telegraphische Leitung zum Vergleich herbei. Man bedenke dabei — ich bemerke dies beiläufig gegenüber dem mir privatim

[1]) Vgl. auch W. Nagel: Die Lehre von den spezifischen Sinnesenergien. Handbuch der Physiologie d. Menschen III 1, 1904: „Bei dem jetzigen Stande unseres Wissens dürfen wir die Möglichkeit nicht bestreiten, daß die einzelne Sinnesnervenfaser je nach der Art ihrer Erregung qualitativ verschiedene Empfindungen zur Auslösung im Zentralnervensystem bringen kann."

gemachten Einwand, die Zusammendrängung bei der Übertragung sehr zusammengesetzter Simultankomplexe auf die lebendige Substanz einer Zelle oder einer noch kleineren Einheit sei unvorstellbar —, was bei der telephonischen Übertragung, z. B. einer Orchesteraufführung von mehreren hundert Instrumenten, an Zusammenfassung einer Unzahl von simultanen Komponenten bei ihrer räumlichen Projektion auf den winzigen Querschnitt eines dünnen Kupferdrahts an „Implikation" tatsächlich geleistet wird. Eine wirkliche Schwierigkeit erwächst dem Verständnis des Physikers daraus nicht; sie existiert ebensowenig in unserem Falle.

Haben wir somit vom anatomischen und physiologischen Standpunkt aus voll und ganz die Möglichkeit als vorliegend zu erachten, daß im Soma ausgelöste Erregungen zu den Keimzellen gelangen und auf sie einwirken, liegt anatomisch und physiologisch kein Hindernis für eine somatische Induktion der Keimzellen vor, so ist die nächste Frage, die uns zu beschäftigen hat, die nach der Herkunft der somatischen Erregungen, die für eine solche Induktion in Frage kommen können.

Erregungen nun können im Soma ausgelöst werden:

a) durch von außen auf das Soma einwirkende physikalische und chemische Reize: ektogene Erregungen;

b) durch die mit der Funktion der Teile verbundenen Erregungsabläufe: funktionelle Erregungen[1]);

c) durch das bloße Vorhandensein der Teile im Organismus im Sinne der „Positionsreize" der Entwicklungsphysiologen („Morphästhesie" Noll). Ich habe diese Erregungen, auf deren Vorhandensein wir vor allem aus den Tatsachen der Regulation und Regeneration schließen müssen, in der *Mneme* (3. Aufl. 1911, S. 244) als morphogene Erregungen bezeichnet.

Den Unterschied zwischen funktionellen und morphogenen Erregungen will ich an einem Beispiel auseinandersetzen. Gesetzt

[1]) Auch diese funktionellen Erregungen erfolgen häufig auf Grund eines äußeren Reizanstoßes. Dieser spielt aber dabei in der Regel nur eine indirekte, nur eine „ekphorische" Rolle. Man vergleiche darüber meine Ausführungen in der Abhandlung über den Reizbegriff (1910) S. 199. Aus diesem Grunde ist die hier von uns vorgenommene Trennung von funktionellen und von lediglich durch chemische und physikalische Reize bedingten (ektogenen) Erregungen gerechtfertigt; doch gibt es auch Fälle, in denen eine strenge Scheidung sich nicht durchführen läßt. Die Einteilung soll überhaupt nur dazu dienen, uns die Übersicht zu erleichtern, nicht aber soll sie zur Errichtung von starren Scheidewänden führen, die den organischen Phänomenen gegenüber immer Willkürschöpfungen sind.

ein Tier besitzt im Vergleich zu einem anderen mächtig entwickelte Schweißdrüsen. Wenn dieses Tier sein Leben lang dauernd in sehr kühler Temperatur gehalten wird, so wird die funktionelle Inanspruchnahme dieser Drüsen eine, wenn überhaupt vorhandene, doch verschwindend kleine sein, und es werden demgemäß funktionelle Erregungen von diesen Organen auf die reizbare Substanz des übrigen Körpers einschließlich der mit diesen reizleitend verbundenen Keimzellen nicht in nennenswerter Weise ausgehen. Die Bedingungen für eine Induktion der Keimzellen durch derartige funktionelle Erregungen fehlen demnach.

Dennoch haben wir selbst in diesem Falle nicht das Recht, die Möglichkeit für das Zustandekommen jeglicher Induktion von vornherein in Abrede zu stellen. Denn die durch das bloße Vorhandensein der Drüsen im Körperganzen gesetzten Positionsreize, von deren Realität die Phänomene der Regulation und Regeneration Zeugnis geben, bedingen morphogene Erregungen und letztere ergeben wenigstens die Möglichkeit (nicht Wahrscheinlichkeit) einer über den Augenblick hinaus wirkenden Induktion der Keimzellen.

Es ist in hohem Grade wahrscheinlich, daß die funktionellen Erregungen eine sehr viel kräftigere Induktion auszuüben vermögen als die durch das bloße Vorhandensein eines Organs im Körperganzen bedingten morphogenen Erregungen. Dieser Schluß läßt sich außer anderem aus der Tatsache ziehen, daß Organe, die jegliche Funktion eingebüßt haben, in der Generationsreihe ausnahmslos der Rückbildung verfallen, wobei es allerdings, um einen merklichen Ausschlag zu erzielen, einer sehr langen Reihe von Generationen bedarf.

Hier sei noch eine Bemerkung eingeschaltet. Ich habe die morphogenen Erregungen charakterisiert als solche, die durch das bloße Vorhandensein eines bestimmten Teils im Körperganzen, durch Positionsreize und ähnliches, ausgelöst werden, wobei allerdings erste Voraussetzung ist, daß dieses Vorhandensein auf die reizbare Substanz überhaupt einen Einfluß auszuüben vermag, und nicht etwa der betreffende Teil keine reizleitende Verbindung mit ihr besitzt. Ist letzteres der Fall, wie z. B. bei den unten (S. 111) noch zu erwähnenden Färbungen der Chitinumhüllung in den Experimenten Towers, so ist natürlich jede Möglichkeit einer Beeinflussung der reizbaren Substanz durch das bloße Vorhandensein des Merkmals ausgeschlossen.

Nun gibt es aber eine Zeit im Leben jedes Organismus, in der sich jeder Teil, ganz abgesehen von seiner eigentlichen Funktion

in einer, ich möchte sagen, aktiveren Weise erregungs-physiologisch betätigt. Es ist die Zeit seiner ontogenetischen Entwicklung. Man kann im Zweifel sein, ob es nicht richtiger ist, die mit diesen Wachstumsvorgängen verbundenen Erregungen den funktionellen zuzuzählen. Es wird sich empfehlen, diesen Unterschied bei der weiteren Analyse der hierhergehörigen Erscheinungen im Auge zu behalten. Für die Untersuchung der uns jetzt beschäftigenden Fragen ist es nicht notwendig, näher hierauf einzugehen.

Wir haben nunmehr eine Übersicht über die Möglichkeiten gewonnen, die für eine Induktion der Keimzellen in Betracht kommen, und können dieselben folgendermaßen zusammenfassen:

1. Möglichkeit einer elementar-energetischen Induktion der Keimzellen.
2. Möglichkeit einer erregungs-energetischen Induktion der Keimzellen
   a) durch ektogene, d. h. durch physikalische oder chemische Reize ausgelöste Erregungen;
   b) durch funktionelle Erregungen;
   c) durch morphogene Erregungen.

Möglich oder denkbar sind alle diese vier Arten von Induktion. Es fragt sich aber, welche von diesen Möglichkeiten realisiert wird, der Wirksamkeit welcher der in obiger Übersicht zusammengestellten Arten von Induktion der Keimzellen die mannigfachen Veränderungen der Reaktionsnorm zuzuschreiben ist, die wir in den früheren Abschnitten kennen gelernt haben. Im vorigen Abschnitt sind vorwiegend Fälle wiedergegeben worden, bei welchen die Veränderung durch Anwendung von physikalischen oder chemischen Reizen erzielt worden ist. Diese Reize können die Keimzellen entweder direkt, nicht transformiert, also als elementare Energien getroffen haben (elementar-energetische Induktion); oder aber sie können im Soma Erregungen ausgelöst haben, durch welche eine Induktion der Keimzellen bewirkt worden ist (somatische Induktion durch ektogene Erregungen). Der Untersuchung der Frage, welche dieser beiden Möglichkeiten zutrifft, wollen wir uns zunächst zuwenden.

Achtes Kapitel.

Die Hypothese von der Parallelinduktion und die Towerschen Experimente.

Wie bereits im vorigen Kapitel ausgeführt worden ist, ist die Möglichkeit, daß physikalische und chemische Reize die Keimzellen direkt erreichen und auf sie einwirken können, nicht in Abrede zu stellen, sondern voll zuzugeben. Nicht dies ist strittig, sondern lediglich die Frage, ob Veränderungen der Keimzellen einzig und allein auf diesem Wege erzielt werden können, ob die Möglichkeit einer Beeinflussung durch im Soma ausgelöste Erregungen generell auszuschließen ist, ob selbst dann, wenn bestimmte Reize im Soma spezifische Wirkungen hervorbringen und die gleichen spezifischen Erscheinungen bei der Nachkommenschaft wieder in Erscheinung treten, die Annahme zulässig und erforderlich ist, der Reiz habe völlig unabhängig erstens auf das Soma, zweitens auf die Keimzellen des elterlichen Organismus gewirkt.

Ich will die Erörterung dieser Frage mit einem kurzen historischen Rückblick beginnen. Bereits in unserer Einleitung wurde mitgeteilt, daß Weismann sich auf Grund seiner theoretischen Auffassung der Vererbung bewogen sah, die Vererbung erworbener Eigenschaften a priori in Abrede zu stellen. Nach ihm beruht die Vererbung darauf, „daß von der wirksamen Substanz des Keims, dem Keimplasma, stets ein Minimum unverändert bleibt, wenn sich der Keim zum Organismus entwickelt, und daß dieser Rest des Keimplasmas dazu dient, die Grundlage der Keimzellen des neuen Organismus zu bilden. Daraus folgt nun die Nichtvererbbarkeit erworbener Charaktere."

Indessen erkannte Weismann, der ein ebenso kenntnisreicher wie scharfsinniger Forscher ist, von Anfang an, daß es angesichts einer Anzahl von schon lange bekannten Erfahrungen nicht angehe, radikal jede Möglichkeit einer Veränderung des Keimplasmas durch äußere Einflüsse zu leugnen. So schrieb er bereits in seiner

ersten Abhandlung über Vererbung (1883, 1892 A, S. 113): „Daß z. B. reichliche Ernährung eine Pflanze nicht nur üppiger wachsen macht, sondern sie auch in bestimmter Weise verändert, ist bekannt, und es würde wunderbar sein, wenn nicht auch die Samen derselben größer und mit reichlicherer Nahrung versehen sein sollten. Wiederholt sich diese Art der Ernährung, so wäre eine weitere Steigerung in der Größe der Samen sowie der Üppigkeit und der aus dieser resultierenden Abänderung der Pflanze, wenn nicht notwendig, so doch denkbar. Dies würde aber keineswegs eine erbliche Übertragung erworbener Charaktere sein, sondern nur die Folgen einer direkten Beeinflussung der Keimzellen und besserer Ernährung während des Wachstums[1]). Eine ähnliche Auslegung läßt sich im umgekehrten Fall anwenden. Werden gewöhnliche Pferde auf die Falklandsinseln gebracht, so nehmen sie schon in der ersten dort geborenen Generation durch die schlechte Nahrung und das feuchte Klima an Größe erheblich ab, und nach ‚einigen Generationen sind sie ganz schlecht'. Man braucht hier nur anzunehmen, daß das für Pferde ungeeignete Klima und die schlechte Nahrung nicht bloß die ganzen Tiere, sondern auch ihre Keimzellen trifft. Auch hier handelt es sich nur um eine andere, nämlich geringere Ausstattung der Keimzellen, zu der dann noch die mangelnde Ernährung während des Wachstums kommt, nicht aber um Übertragung von bestimmten Eigenschaften durch die Keimzellen, welche erst im ausgebildeten Pferd infolge des Klimas aufgetreten wären."

Auf S. 119 derselben Arbeit faßt dann Weismann diese Ansichten folgendermaßen zusammen: „Ist er [der übrige Körper des Organismus] gut ernährt, so werden es auch die Keimzellen sein, und umgekehrt, ist er schwach oder krankhaft, so werden auch die Keimzellen nur kümmerlich heranwachsen können und es ist — wie oben schon dargelegt — auch denkbar, daß diese Einflüsse noch spezialisierter, d. h. nur auf einzelne Teile der Keimzellen wirken. Dies ist aber ganz etwas anderes, als wenn man sich glaublich machen soll, der Organismus vermöge Veränderungen, welche durch äußere Anstöße an ihm geschehen, derart auf die Keimzellen zu übertragen, daß sie in dem kommenden Geschlecht wiederum zu derselben Zeit und an

[1]) An dieser Stelle macht Weismann eine Anmerkung, die wir erst unten (S. 104) wörtlich zitieren wollen, weil sie die Brücke zu weiteren Deduktionen Weismanns und seiner Nachfolger bildet.

derselben Stelle des Organismus sich entwickeln, wie es bei dem elterlichen Organismus geschah."

Die letzten Worte des Zitats enthalten in der Tat ein Kriterium, um in konkreten Fällen die von Weismann hier aufgeworfene Frage zu entscheiden. Man wird ihm darin Recht geben, daß durch kümmerliche Ernährung der Eltern kümmerlich entwickelte Keime und Nachkommen, durch reichliche Ernährung der ersteren kraftstrotzende Keime und Nachkommen erzielt werden können, ohne daß in diesen Fällen schon von einer Vererbung in dem Sinne gesprochen werden darf, wie wir die Frage oben (S. 9) formuliert haben. Um eine solche Vererbung im eigentlichen Sinn zu beweisen, ist vielmehr, wie Weismann mit Recht hervorhebt, in erster Linie der Nachweis erforderlich, daß die bei den Eltern induzierten Veränderungen ohne Wiederholung des Reizes genau ebenso spezialisiert, räumlich und zeitlich in gleicher Weise determiniert auftreten wie bei den Eltern.

Dieser Nachweis nun kann geführt werden, und damit wäre als Tatsache erwiesen, was Weismann ehemals für unglaublich hielt. Freilich hat er sich schon damals einen Rückzug gesichert, indem er in der auf der vorigen Seite erwähnten Anmerkung folgendes ausführte: „Es wäre theoretisch sogar denkbar, daß solche Keimzellen nicht gleichmäßig, in allen ihren Molekülen von einer Veränderung der äußeren Bedingungen betroffen würden, vielmehr nur partiell, in gewissen Molekülgruppen. Daraus würden dann Abänderungen nur gewisser Teile des fertigen Organismus resultieren, aber diese brauchen nicht notwendig die gleichen zu sein, welche etwa in der wachsenden Pflanze durch dieselben äußeren Einflüsse veranlaßt würden, und selbst wenn dies der Fall wäre, läge immer noch keine Vererbung erworbener Eigenschaften vor."

In dem Maße nun, als das räumlich und zeitlich scharf umschriebene Wiederauftreten von experimentell erzeugten Veränderungen der Eltern bei der Nachkommenschaft nicht nur glaublich gemacht, sondern als unumstößliche Beobachtungstatsache erwiesen wurde, vollzog sich im Weismann'schen Lager ein Frontwechsel nach der von Weismann selbst zuerst nur vorsichtig angedeuteten Rückzugslinie hin und konzentrierte sich schließlich um die Hypothese von der Parallelinduktion.

Ausgegangen wird dabei von der auch von uns voll anerkannten Möglichkeit, daß viele physikalische und chemische Reize als solche durch die Gewebe des Körpers hindurch bis zu den Keimzellen durchzudringen vermögen. Derartige Reize nun wirken nach Weismann und

seinen Anhängern nicht nur gesondert auf den eigentlichen Körper, das „Soma“ und auf die Keimzellen, sondern sie entfalten bei diesem gesonderten Eintritt hier und dort auch eine korrespondierende Wirkung. Im Soma bewirken sie, durch spezifizierte Reizpforten eindringend und sich bei ihrer weiteren Ausgestaltung überall spezifizierter Apparate und Systeme bedienend, ganz bestimmte morphologische und dynamische Veränderungen. Ganz unabhängig davon sollen dieselben Reize in den Keimzellen ohne die Vermittlung solcher Apparate eine korrespondierende Abänderung der entsprechenden „Determinanten“ des Keimplasmas bewirken. Detto (1904, S. 199) hat diese hypothetisch angenommene gleichartige Beeinflussung einerseits des Soma mit seinen komplizierten Apparaten zur Reizaufnahme und Ausgestaltung, andererseits des Keimplasmas treffend als „parallele Induktion“ bezeichnet. Trotz dieser seiner Patenschaft steht er übrigens dieser Hypothese in der Hauptsache kritisch gegenüber. Weismann nun will nicht, daß man in den Fällen dieser supponierten Parallelinduktion von Vererbung spricht. „In Wahrheit ist es nicht die somatische Abänderung selbst, welche sich vererbt, sondern die ihr korrespondierende, von demselben äußeren Einfluß hervorgerufene Abänderung der entsprechenden Determinanten im Keimplasma der Keimzellen, der Determinanten der folgenden Generation“ (Weismann, 1904, 2. Bd., S. 230).

Ich halte die Lehre der Parallelinduktion von Keimplasma und Soma in der Ausbildung, die sie allmählich erfahren hat, für physiologisch so völlig unhaltbar, daß ich eine ausführliche Auseinandersetzung mit ihr nicht für nötig befinden, sondern mich mit einer kurzen Darlegung ihrer Undurchführbarkeit begnügen würde. Die Sachlage ist aber im Laufe der letzten Jahre dadurch eine eigenartige geworden, daß in einer an sich ganz ausgezeichneten Arbeit Towers (1906) angeblich der strikte Nachweis einer solchen Parallelinduktion in einem konkreten Falle geführt worden ist. Dieser scheinbare Nachweis, der auf einem eigenartig zustande gekommenen Irrtum beruht, hat auf zahlreiche Biologen einen außerordentlich starken Eindruck gemacht, so daß sie aus diesem angeblich einwandfrei bewiesenen Fall von Parallelinduktion auf die Unmöglichkeit jeder somatischen Induktion schließen und die Nichtvererbbarkeit somatisch induzierter Veränderungen für erwiesen halten.

Es wird unter diesen Umständen meine Aufgabe sein, ausführlich auf die betreffenden Untersuchungen Towers einzugehen, um festzustellen, was an seinen Schlußfolgerungen begründet, was

irrtümlich ist, und sodann die Lehre von der Parallelinduktion überhaupt an der Hand des uns vorliegenden Tatsachenmaterials einer Prüfung zu unterziehen.

Towers Versuche, die an Käfern angestellt worden sind, knüpfen an die schon oben in bezug auf ihre Vererbungsresultate wiedergegebenen Schmetterlingsexperimente an, bei denen durch Reizung verschiedener Art, der man das Tier im Puppenstadium aussetzt, nicht nur eine Färbungsänderung des ausschlüpfenden Imago, sondern auch eine solche seiner Nachkommen erzielt wird. Die grundlegende Entdeckung, nämlich daß es möglich ist, die Färbung des Tieres selbst durch eine auf seine Jugendstadien ausgeübte Reizung zu verändern, wurde im Jahre 1864 von Dorfmeister gemacht und außer von diesem (1879) besonders von Weismann (1875, 1895), ferner von Merrifield (1890—1894, 1897), Standfuss (1891, 1894—1899) und Fischer (1894, 1896—1899, 1901, 1902, 1907) sorgfältig durchgearbeitet. Auf zwei wichtige, die Beeinflussung der Elterngeneration betreffende Resultate dieser Arbeiten möchte ich hier hinweisen: Erstens, daß dieselben Abänderungen in Färbung und Zeichnung durch verschiedenartige Reize ausgelöst werden können. Bereits vor längerer Zeit hat Fischer (1894, 1896) nachgewiesen, daß es möglich ist, dieselben Aberrationen sowohl durch Hitze als auch durch Frost hervorzurufen. Auch durch Zentrifugieren der Puppen erzielte dieser Forscher (1901 A) Frost-Hitzeaberrationen. Dasselbe gelang ihm durch Einwirkung von Ätherdämpfen auf die Puppen. M. v. Linden (1904) rief durch Kohlensäureeinwirkung eine Aberration von Vanessa urticae hervor, die man sonst nach Einwirkung abnormer Hitzegrade zu erhalten pflegt.

Zweitens: Um die Veränderung in Färbung und Zeichnung zu erzielen, ist es nicht notwendig, die Tiere von der Eientwicklung an bis zum Ausschlüpfen aus der Puppenhülle den betreffenden Einflüssen auszusetzen, sondern es genügt, diese Einwirkung auf das Puppenstadium zu beschränken. Diesen Nachweis verdanken wir Merrifield (1893), der auch fand, daß bei Chrysophanus phlaeas nur die letzten 5—6 Tage der Puppenzeit entscheidend für die Färbung des Imago sind, und daß weder die Larven- noch auch der Anfang der Puppenperiode dabei in Betracht kommen. Bei anderen Arten glaubt Weismann (1895) die kritische oder sensible Periode für den Einfluß der Temperatur auf den Beginn der Puppenzeit verlegen zu müssen. Eine allgemeine, für die ganze Ordnung geltende Regel läßt sich hier also nicht aufstellen.

Sehr wichtig ist aber die später gemachte Feststellung, daß, je nachdem man die Puppen früher oder später der ungewöhnlichen Temperatur aussetzt, entweder nur die Hinterflügel oder nur die Vorderflügel am fertigen Schmetterling sich verändert zeigen. Standfuss führt dies einleuchtend auf den Umstand zurück, daß die Hinterflügel den Vorderflügeln in der Entwicklung vorauseilen, wie sie sich denn auch früher ausgefärbt zeigen, wenn man den Falter vorzeitig aus der Puppe herausschält. Daraus erklärt es sich, daß das kritische Stadium für die Beeinflussung der Hinterflügel schon nahezu oder ganz vorüber ist, wenn das für die Beeinflussung der Vorderflügel eintritt.

Die Befunde Towers an der Gattung Leptinotarsa, zu der der bekannte Coloradokäfer, L. decemlineata, gehört, schließen sich an diese schon lange bei Schmetterlingen bekannten Tatsachen an. Als Reize verwendete er vornehmlich Erhöhung bzw. Herabsetzung der Temperatur oder Vermehrung bzw. Herabsetzung des Feuchtigkeitsgehalts der Luft gegen die Norm. Da er nur unbedeutende Veränderungen durch Nahrungseinflüsse, gar keine durch Veränderung der Belichtung oder des Luftdruckes erzielen konnte, so spielen diese Faktoren in seinen Experimenten keine Rolle.

Seine Versuche bestätigten nun zunächst die schon von Fischer bei Schmetterlingen festgestellte Tatsache, daß dieselben Aberrationen sowohl durch Hitze als auch durch Frost hervorgerufen werden können. Ebenso, nur noch kräftiger, wirken Vermehrung oder Herabsetzung des Wassergehalts der Luft. Neu aber ist der folgende wichtige Befund. Eine mäßige Reizung, ganz gleich ob sie in einer mäßigen Steigerung oder mäßigen Herabsetzung der Temperatur oder ob sie in einer mäßigen Vermehrung oder Verminderung der Luftfeuchtigkeit bestand, bewirkte eine Zunahme der Pigmentierung, sie erzeugte einen mehr oder weniger deutlich ausgesprochenen Melanismus. Bei weiterer Steigerung der positiven wie der negativen Reizgrößen nahm diese Wirkung sukzessive ab, bis sie an einem bestimmten Punkte zu Null wurde und nun in ihr Gegenteil umschlug. Das heißt, übermäßige Hitze oder Kälte, Feuchtigkeit oder Trockenheit bewirken Abnahme der Pigmentierung der Larve, sie erzeugen entsprechend dem Maße der Steigerung schwächer oder stärker ausgeprägten Albinismus, bis endlich bei weiterer Steigerung der Reizung die übergroße Mortalität der Weiterführung der Experimente eine Grenze setzt. Mit dem Melanismus ist zugleich gewöhnlich eine gute Ausbildung, zuweilen sogar eine kleine Zunahme der allgemeinen Körpergröße,

mit dem durch überstarke Reize induzierten Albinismus ist fast immer, wohl entsprechend der schädlichen Wirkung solcher Reize, die die Mortalitätsziffer stark anschwellen läßt, eine noch deutlicher erkennbare Abnahme der Körpergröße verbunden[1]).

Die Larven der verschiedenen Leptinotarsaarten machen im Larvenstadium eine zweimalige Häutung durch. Beim Eintritt in das Puppenstadium — die Verpuppung findet unter der Erde statt — erfolgt eine weitere Häutung, die die im Dunkeln lebende Puppe in ein beinahe farbloses Kleid hüllt. Die Färbung des Imago endlich entwickelt sich unter dieser Puppenhaut. Sie erreicht ihre volle Intensität aber erst, nachdem der Käfer sich aus dem Boden herausgearbeitet und einige Tage lang gefressen hat, das heißt also unmittelbar vor dem Eintritt der Fortpflanzungsperiode. Wurden nun die Tiere nicht nur während der Verpuppung, sondern bereits während ihrer Larvenstadien den betreffenden Reizeinflüssen ausgesetzt, so stellte sich bei Anwendung mäßiger Reize Melanismus sowohl des Larvenkleides von der nächsten Häutung nach Beginn der Reizung an, als auch des Imagokleides ein; bei Anwendung starker Reize erfolgte Albinismus mit gleichzeitiger Größenreduktion sowohl der Larven als auch der ausgebildeten Käfer. Für die Färbung der letzteren macht es keinen Unterschied, ob die Einwirkung schon bei Beginn der ontogenetischen Entwicklung einsetzt und sich über das ganze Larven- und Puppenstadium erstreckt, oder bloß während des späten Larvenlebens und während der Verpuppung erfolgt. Beschränkt man die Reizung auf das Larvenstadium und setzt sie im Puppenstadium aus, so unterbleibt eine Beeinflussung der Färbung des Imago; die ausschlüpfenden Käfer sind dann normal gefärbt. Diese Käfer besitzen also ebenso wie die Schmetterlinge eine kritische oder sensible Periode für die Beeinflussung der Färbung des Imago durch die betreffenden Reize. Sicherlich wird es für die Beeinflussung der Färbung jeder der drei sukzessiven Larvenhäute auch je drei besondere, entsprechend frühere kritische Perioden geben.

Soweit enthalten diese Befunde Towers nichts prinzipiell Neues im Vergleich zu dem schon früher von Schmetterlingen bekannten. Denn der Befund, daß die Beeinflußbarkeit der Färbung der Larven

---

[1]) Über die Herabsetzung der Körpergröße bei Säugetieren durch Einwirkung von Wärme vgl. die oben im 6. Kapitel S. 78, 80 wiedergegebenen Versuche von Sumner und Przibram.

einerseits, des Imago andererseits ihre besonderen kritischen Perioden hat, entspricht im Prinzip der bei Schmetterlingen gewonnenen Ermittelung, daß die früher sich entwickelnden Hinterflügel eine andere, und zwar frühere kritische Periode besitzen als die später sich entwickelnden Vorderflügel.

Darüber hinaus machte nun aber Tower noch folgende wichtige Feststellungen:

1. Wenn er die betreffenden Reize während der ganzen Entwicklung bis zum Ausschlüpfen oder auch nur während des Puppenstadiums allein einwirken ließ, die Käfer aber nach dem Ausschlüpfen während der Wachstumsperiode ihrer Keimzellen den betreffenden Einwirkungen entzog und unter normale Bedingungen brachte, so zeigte ihre Nachkommenschaft, falls unter normalen Bedingungen aufwachsend, keine Spur der Farbenänderungen, welche doch am Kleide ihrer Eltern zutage getreten waren. Sie zeigte sie auch dann nicht, wenn man das gleiche Verfahren in einer ganzen Reihe von aufeinander folgenden Generationen wiederholte.

2. Wenn er die Versuchsobjekte nicht während der Wachstums- und Reifeperiode ihrer Keimzellen den Reizeinflüssen entzog, sondern diese fortwirken ließ, so traten bei der Nachkommenschaft dieselben oder doch sehr ähnliche Abweichungen der Färbung sowie der Größenverhältnisse auf, wie sie unter diesen Umständen am Körper der Eltern zutage getreten waren.

3. Wenn er die Elterngeneration während ihrer Puppenperiode nicht den Reizeinflüssen aussetzte, so entwickelte sie sich natürlich zu Käfern, die in ihrer Färbung nicht von der Norm abweichen. Exponierte er nun solche ausgeschlüpften und für ihre Person nicht mehr in ihrer Färbung veränderbaren Käfer während der Wachstums- und Reifeperiode ihrer Keimzellen den Reizen, so zeigten sich die Kinder und Enkel dieser normal gefärbten Käfer melanistisch bzw. albinistisch sowie in ihren Größenverhältnissen verändert.

Zu 3. ist noch folgendes zu bemerken. Im Gegensatz zu den Schmetterlingen und vielen anderen Insekten entwickeln die Käfer nicht alle ihre Eier zu gleicher Zeit, sondern schubweise dergestalt, daß bei Leptinotarsa immer die nächste Gruppe von Eiern ihre Entwicklung erst beginnt, nachdem die vorhergehende Gruppe abgelegt worden ist, so daß zwischen der Ablage zweier aufeinanderfolgender Gruppen ein Intervall von 4—10 Tagen liegt. Läßt man nun die Reize, mit denen man experimentiert, nur während der ersten Hälfte der Fortpflanzungsperiode der Tiere wirken, so

zeigen sich nur die Nachkommen, die aus in dieser Zeit gereiften Eigruppen stammen, aberrativ verändert, nicht aber die Nachkommen aus den später gereiften Eiern. Und umgekehrt, reizt man nur in der zweiten Hälfte der Fortpflanzungszeit, so zeigen sich die Nachkommen aus der ersten Legeperiode unverändert, die aus der späteren verändert. Durch genauere Analyse der hierdurch zu erlangenden zeitlichen Anhaltspunkte konnte Tower mit Sicherheit nachweisen, nicht nur daß die weiblichen Keimzellen eine sensible (kritische) Periode besitzen, in der ihre Reizempfänglichkeit außerordentlich gesteigert ist, sondern auch, daß diese Periode mit der Wachstums- und Reifeperiode der Keimzellen zusammenfällt. Tower, worin man ihm nur zustimmen kann, behauptet nicht, daß die Keimzellen vorher und nachher gänzlich unbeeinflußbar seien; er hat aber die außerordentlich gesteigerte Reizbarkeit der weiblichen Keimzellen während jener Periode überzeugend nachgewiesen. Was die männlichen Keimzellen anlangt, so ist für sie ein solcher strikter Nachweis bisher noch nicht gelungen.

Ich sehe hierin eine Entdeckung von großer Tragweite, die uns neue Perspektiven eröffnet und geeignet scheint, manche rätselhafte Tatsachen, vor allem die scheinbare Launenhaftigkeit, mit der gewisse Vererbungserscheinungen auf äußere Einwirkungen hin das eine Mal auftreten, das andere Mal wieder ausbleiben, wenigstens teilweise zu erklären, das heißt einer einfachen Gesetzmäßigkeit unterzuordnen.

Das Vorhandensein einer sensiblen Periode der Keimzellen, diesen neuen Schluß, aber auch nur ihn allein kann man für diesen Teil unseres Problems[1]) aus den bisher vorliegenden Tower-schen Befunden ziehen, und andererseits erklärt diese Erkenntnis, wie wir gleich sehen werden, restlos die ganze Sachlage. Irrtümlicherweise zog aber Tower aus seinen Befunden noch weitere Schlüsse, die sich allerdings bei ihm nirgends in einer hinreichend scharfen Fassung vorfinden, weil er sich offenbar das hier vorliegende Problem nicht mit der entsprechenden Schärfe gestellt hat und er die bis dahin vorliegenden Arbeiten, in denen es hinreichend präzis formuliert ist, Plate (1903), Detto (1904), Semon (1904), nicht kennt. Anders verhält sich dies bei Lang, der diese Arbeiten sowie die späteren von Semon (1907 A) und Kammerer

[1]) Auf andere wichtige Ergebnisse der Tower'schen Experimente und Beobachtungen werden wir noch im 11. Kapitel näher einzugehen haben.

(1907), in welchen die Erörterung fortgesetzt wird, bei Abfassung seines Referats (1909) genau gekannt hat. Da er sich in diesem Referat, in dem er sich bedingungslos an Tower anschließt, mit Vorliebe der von Detto vorgeschlagenen Terminologie (somatische Induktion und parallele Induktion) bedient, so ist es bei der hierdurch erzielten größeren Schärfe der Ausdrucksweise leichter möglich, die Wurzeln der hier gemachten Irrtümer bloßzulegen.

„Somatic modifications“ oder „somatic variations“ are not inherited“, somatische Modifikationen vererben sich nicht, diese Behauptung findet sich in unzähligen Wiederholungen in dem Towerschen Buche. Dieser Ausdruck ist so unbestimmt, man kann sich darunter so viel Verschiedenes denken, daß hier zunächst Klarheit geschafft werden muß.

Was ist eine „somatic modification“? Zweifellos eine am Körper der Eltern auftretende Veränderung, in der wir, wenn wir sie im Hinblick auf unser Problem betrachten, eine Reaktion auf eine Reizung zu erblicken haben. Nun ist es ganz selbstverständlich, daß, wenn diese Reizung zu einer Zeit erfolgt ist, in welcher die reizbare Substanz der Keimzellen nicht oder beinahe nicht reizempfänglich war, ein Einfluß auf sie nicht ausgeübt werden, eine Vererbung der Reizwirkung nicht erfolgen kann.

Hier könnte man folgenden Einwand machen, und dies ist offenbar auch der Gedanke, der der Auffassung von Tower und Lang zugrunde liegt: die somatische Modifikation ist doch noch vorhanden, wenn die sensible Periode der Keimzellen eintritt. Warum übt sie alsdann nicht die entsprechende Wirkung auf die jetzt reizempfänglich gewordenen Keimzellen aus? Die Antwort in diesem Falle ist leicht genug: weil zu dieser Zeit von der betreffenden somatischen Bildung keinerlei Reiz ausgeht. Tower und Lang vergessen ganz, daß von den Vertretern der somatischen Induktion doch immer eine Induktion, eine Reizwirkung vorausgesetzt wird. Gerade in diesen Tower'schen Fällen ist aber überhaupt jegliche Möglichkeit einer von der Färbungsmodifikation ausgehenden Reizwirkung ausgeschlossen. Denn diese Modifikationen bestehen in Pigmentablagerungen in der äußeren Cuticula, welche keine Porenkanäle besitzt und also in ihrer Tiefe, wo sich die Pigmentablagerungen befinden, außerhalb jeder reizleitenden Verbindung mit der reizbaren Substanz des Organismus mitsamt seinen Keimzellen steht.

Von dem Vorhandensein anderer morphologischer Merkmale als gerade der von Tower berücksichtigten Färbungsmodifikationen

der Cuticula können allerdings sehr wohl Erregungen ausgehen; es sind die von uns bereits im vorigen Abschnitt als eine mögliche Quelle der Induktion erörterten morphogenen Erregungen, die sich uns, wie ich in der *Mneme* (1911, S. 243—257) gezeigt habe, in besonders deutlicher Weise auf Grund der Phänomene der Regulation und Regeneration manifestieren. Unter den von Tower berücksichtigten Merkmalen könnten morphogene Erregungen höchstens von den Pigmentablagerungen der Hypodermis, ferner noch vielleicht von den Größenverhältnissen der Tiere ausgehen. Es liegt in der Natur der Sache, daß diese, ich möchte sagen, chronischen Erregungen außerordentlich viel schwächer sind als die durch äußere Reize induzierten, mehr akuten Erregungen, die zur Schaffung neuer morphologischer Merkmale führen. Auf die wichtige Frage des gegenseitigen Verhältnisses der morphogenen und der durch äußere Einflüsse bzw. durch Funktion bedingten mehr akuten Erregungen und ihre Wertigkeit für die Vererbung werden wir noch im 10. Kapitel besonders einzugehen haben. Hier genüge es hervorzuheben, daß eine Induktion der Keimzellen durch bloße morphogene Erregungen bisher noch niemals mit Sicherheit nachgewiesen worden ist, und daß sie, wenn überhaupt vorhanden, jedenfalls von minimaler Stärke ist.

Es lag also für die „somatic modifications" Towers überhaupt keine Vererbungsmöglichkeit vor, weil sie durch äußere Reize zu einer Zeit induziert worden sind, in der sich die Keimzellen in ihrer nicht sensiblen Periode befanden, und weil, wenn diese sensible Periode eingetreten ist, für die Cuticularmerkmale jede Möglichkeit einer Erregungswirkung fehlt. Weder bei der Entstehung noch auch durch das spätere Vorhandensein der Modifikation ist also in diesem Falle die Möglichkeit einer Induktion der Keimzellen gegeben und folglich kann sie auch nicht zu einer „germinal modification" führen. Daß aber eine „somatic modification", die aus irgendeinem Grunde nicht zu einer „germinal modification" geführt hat, sich nicht vererbt, wird von niemand bestritten und ist nur dasselbe Ding auf zwei verschiedene Weisen ausgedrückt. Strittig ist einzig und allein die Art und Weise der Reizübermittlung auf die Keimzellen, also die Art und Weise der Entstehung einer „germinal modification".

Allerdings glaubt Tower auch diese Frage für sein Objekt durch seine Experimente entschieden zu haben; diese Entscheidung ist aber nur erfolgt auf Grund eines zweiten Irrtums. Tower hat, wie wir sahen, gezeigt, daß die sensible Periode der Keimzellen bei Leptinotarsa in die Zeit nach der Verpuppung fällt. Zu dieser

Zeit nun ist eine Änderung in der Färbung und Zeichnung des Cuticularkleides der Eltern nicht mehr möglich. Läßt man also alsdann die Reize einwirken, so kann man wohl einen Einfluß auf die Keimzellen ausüben, der sich später an den heranwachsenden Nachkommen manifestiert, eine Manifestation der Reizwirkung am Cuticularkleide der Eltern ist aber unmöglich gemacht.

Tower zieht hieraus implizite die Folgerung, und Lang (1909, S. 74) spricht diese Folgerung direkt aus, daß in diesem Falle der experimentelle Faktor allein auf die Geschlechtszellen, nicht aber auch auf das elterliche Soma wirken kann, und daß somit eine somatische Induktion hier ausgeschlossen ist.

Diese Folgerung ist genau ebenso begründet wie die, daß ein Mensch, der eine starre Maske trägt und dessen Gesichtszüge deshalb keine Veränderung zeigen können, von freudigen und von schmerzlichen Eindrücken unberührt bleiben müsse. Eine kurze Überlegung zeigt dagegen, daß unter der starren unveränderlichen Hülle der Imagocuticula die reizbare Substanz des Soma nach wie vor von Reizen beeinflußt werden kann und trotz der Maskierung durch jene starre, unveränderliche Hülle, trotz des dadurch bedingten Ausfalls einer äußeren Manifestation, sogar notwendigerweise beeinflußt werden muß.

Zusammenfassend können wir sagen: Tower und seine Anhänger, wie z. B. Lang und H. E. Ziegler (1910), schlossen auf das Nichtvorkommen einer somatischen Induktion aus zwei Umständen. Erstens aus der Beeinflussung des elterlichen Äußeren bei gleichzeitiger Nichtbeeinflussung der Nachkommenschaft im Falle einer Reizung, die höchstens bis ans Ende des Puppenstadiums und nicht auch bis zur Zeit nach demselben, der Zeit des Wachstums und des Reifens der Geschlechtszellen, reichte. Zweitens aus der Nichtbeeinflussung des elterlichen Äußeren bei gleichzeitiger Beeinflussung der Nachkommenschaft im Falle einer Reizung lediglich während der Reifezeit der Keimzellen. Beide Schlüsse sind, wie wir gesehen haben, deshalb falsch, weil sich alle diese merkwürdigen Befunde restlos erklären aus dem Vorhandensein einer sensiblen Periode der Keimzellen, verbunden mit dem Umstand, daß die Cuticularhaut des Imago starr und unveränderlich ist. Durch diese Befunde wird wohl bewiesen, daß die Induktion, die das elterliche Äußere verändert, unter Umständen zu einer anderen Zeit stattfindet als die, die verändernd auf die Keimzellen wirkt. Aber keineswegs gibt, wie Lang (1909, S. 74) sagt, „dieser Umstand willkommene Gelegen-

heit, das Experiment einwandfrei so einzurichten, daß derselbe experimentelle Faktor das eine Mal nur auf das Soma, das andere Mal nur auf die Geschlechtszellen wirkt". Nur der erste Teil dieser Behauptung ist richtig, der zweite ist durchaus irrtümlich. Soll man wirklich glauben, daß Hitze und Kälte, Feuchtigkeit und Austrocknung von dem Augenblick an nicht mehr auf das Soma des Tieres „wirken", d. h. doch als Reiz wirken, Erregungen in ihm auslösen, sobald die Beschaffenheit der Cuticula es dem Tier nicht mehr gestattet, auf diese Einwirkungen mit Farbenänderungen zu antworten? Es kann doch keine Rede davon sein, daß bei dieser Versuchsanordnung die etwaige Mittlertätigkeit des Soma wirklich ausgeschaltet worden ist. Darüber also, ob die Beeinflussung der Keimzellen, zu welcher Zeit sie auch stattfinden mag, durch Vermittlung des elterlichen Soma, durch seine Reizpforten und Rezeptoren stattfindet und den Keimzellen durch organische Reizleitung übermittelt wird oder nicht, darüber sagen die Tower'schen Befunde nicht das geringste aus. Es wird im nächsten Abschnitt unsere Aufgabe sein, Kriterien aufzufinden und zu prüfen, die für die Entscheidung dieser Frage wirklich von Bedeutung sind.

Zusatz zum 8. Kapitel.

Es ist behauptet worden, bei den Tower'schen Experimenten habe sich kein Parallelismus zwischen den durch die Reize bewirkten Veränderungen des elterlichen Soma und den aus der Induktion der Keimzellen resultierenden Veränderungen der Nachkommenschaft gezeigt. So sagt z. B. E. Baur (1912, S. 247): „Bei den Versuchen Towers handelt es sich um die Einwirkung extremer Einflüsse, die das Auftreten von Nachkommen mit in ganz verschiedener Richtung geänderter Reaktionsweise ergab, wobei zwischen den Modifikationen der Eltern und der Änderung der Reaktionsweise der Nachkommen durchaus nicht der auf Grund der Semon'schen theoretischen Vorstellungen doch unter allen Umständen zu erwartende Parallelismus besteht." Dem widersprechen aber die Angaben Towers (1906), der wiederholt das Gegenteil versichert; so sagt er z. B. S. 227: „Color-pattern evolution and color variations, both somatic and germinal coincide." Auch kann man dies deutlich bei Vergleichung der Tower'schen Angaben über die nicht erblichen Variationen (Reizung vor der sensiblen Periode der Keimzellen) mit den erblichen Variationen oder „Mutationen" Towers (Reizung während der sensiblen Periode) erkennen. Bei einer entsprechend dosierten Reizung vor der sensiblen Periode erhielt Tower z. B. nicht erbliche melanistische Modifikationen, die nach Färbungsweise und Körpergröße etwa der Mutation Leptinotarsa tortuosa entsprachen (S. 195, Experiment 23). Über diese Übereinstimmung sagt Tower S. 280: „One of the rarest of the extreme variations from decemlineata is the

form tortuosa, which, however, must not be confounded with some somatic variations of decemlineata, that often exactly resemble it.“ Bei Anwendung stärkerer Reizgrade vor der sensiblen Periode erhielt Tower ferner nicht erbliche albinistische Modifikationen, die an Reduktion der Körpergröße die Mutation defectopunctata erreichten, sie an Albinismus oft noch etwas übertrafen (vgl. Tower S. 171, 181). Dasselbe, was von diesen extremen Variationen gilt, gilt auch von den kleineren, von denen Tower (S. 215) sagt: „Permanent, heritable color modifications of Leptinotarsa have been found in nature and are indistinguishable from somatic variations excepting in their capacity for being transmitted to subsequent generations.“ Ein höherer Grad von Parallelismus scheint mir demnach nicht wohl denkbar zu sein.

Neuntes Kapitel.

Physikalische und physiologische Undurchführbarkeit der Hypothese von der Parallelinduktion.

Mit dem „einwandfreien“ Beweise TOWERS für das Nichtvorhandensein einer somatischen Induktion und für das Vorhandensein einer Parallelinduktion in den von ihm beigebrachten Fällen war es, wie wir gesehen haben, nichts. Wir kommen jetzt dazu, zu untersuchen, ob die Gesamtheit der experimentellen Tatsachen sich überhaupt durch Parallelinduktion unter Ausschluß der somatischen Induktion erklären läßt.

Schon früher (1907 A, S. 25, *Mneme*, 2. u. 3. Aufl., 5. Kap.) habe ich auf die außerordentlichen physikalischen Hindernisse hingewiesen, denen eine Durchführung der Annahme von Parallelinduktion in einer Anzahl von konkreten, experimentell festgestellten Fällen begegnet. Ich habe dort ausgeführt, daß im CHAUVIN'schen Axolotlexperiment (vgl. oben S. 83), bei dem es sich um die Vererbung des Instinkts ans Land zu gehen und sich zu metamorphosieren handelt, die Annahme einer ausschlaggebenden direkten Beeinflussung der Keimzellen auf osmotischem Wege recht unwahrscheinlich ist. Befinden sich doch die Keimzellen auch der landlebenden Wirbeltiere schon an und für sich in einem feuchten Medium. Sie liegen in einer großen serösen Höhle, der Leibeshöhle, und werden stets von der Flüssigkeit dieses mächtigen Lymphraumes umspült[1]). Nicht genügend begründet erscheint mir deshalb die Annahme, daß für die Keimzellen osmotisch ein einschneidender Unterschied daraus resultiert, ob ihr Träger als Axolotl im Wasser oder als Amblystoma auf dem Lande lebt, wo er wie alle Landmolche sich übrigens auch

[1]) Bei den Insekten liegen die Dinge in dieser Beziehung insofern wesentlich anders, als bei ihnen der äußeren Luft durch das Tracheensystem in ganz anderer Weise direkter Zutritt und unmittelbarer Einfluß auf die inneren Organe gewährt wird als bei anderen Tieren.

stets vor zu großer Trockenheit des Mediums zu schützen sucht. Auch die Möglichkeit, daß etwa bei den wasserlebenden Amphibien normalerweise Wasser durch Kloake und Ovidukt direkt bis zu den Keimzellen vordringt, ließ sich durch Tatsachen ausschließen, und so hat denn auch Kammerer, der anfangs diese Möglichkeit nicht ausschließen zu können glaubte (1907, S. 44), auf meine Gründe hin seinen Widerspruch zurückgenommen (1909 **A**, S. 526)[1]).

Noch weniger ist natürlich an eine direkte physikalische Beeinflussung der Keimzellen solcher Tiere in den Fällen zu denken, in denen es sich nicht um den Unterschied des Wasser- und Landlebens, sondern bloß um einen etwas trockneren oder feuchteren Aufenthalt auf dem Lande handelt, wie bei den Kammerer'schen Experimenten über erbliche Farbänderungen bei Salamandra (vgl. oben S. 74). Daß das verhältnismäßig nur äußerst geringe Plus an Feuchtigkeit, dem das auf gelber Erde lebende Tier im Vergleich zu dem auf schwarzer Erde lebenden ausgesetzt ist, eine Einwirkung auf die der äußeren Luft unmittelbar exponierte Haut hervorbringt und auf dies mit entsprechenden Reizrezeptoren ausgestattete Organ als Reiz wirkt, ist sehr verständlich; daß aber dieser an sich doch nur geringe Feuchtigkeitsunterschied durch die Körpergewebe hindurch auf die in die Leibeshöhle wie in einen triefend feuchten Sack mit doppelter Wandung vollständig eingestülpten Keimzellen einen bestimmenden Einfluß ausüben soll, erscheint als durchaus unwahrscheinlich.

Hier sei übrigens noch erwähnt, daß für die Feuchtigkeitsreaktion, die im Auftreten neuer Flecken besonders auf der Unterseite besteht, das Licht insofern realisierender Faktor ist, als in der Dunkelkammer diese Reaktion nur langsam und schwach auftritt. Bei dieser Lichtwirkung, die nur als ein akzessorischer Faktor bei der Feuchtigkeitswirkung in Betracht kommt, spielt die Färbung des Untergrundes, auf dem die Tiere gehalten werden, keine spezifische Rolle. Als Rezeptor für sie dient die Hautoberfläche, da sich die feuchtigkeitsreaktionsfördernde Wirkung des Lichts auch bei beiderseits geblendeten Tieren geltend macht.

Die gelbe Erde wirkt, wie Kammerer festgestellt hat, nicht nur durch ihren größeren Feuchtigkeitsgehalt, sondern auch durch ihre spezifischen optischen Eigenschaften im entgegengesetzten Sinne wie die schwarze Erde verändernd auf die Färbung der Sala-

[1]) Vgl. auch das Autoreferat seiner früheren Arbeit in der Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, 1. Bd., 1909, S. 133.

mander. Für diese spezifische Lichtwirkung, die in einem Größerwerden der bereits vorhandenen gelben Flecken, Annahme einer lappigen Form, endlich Zusammenfließen zu zusammenhängenden Streifen und großen Flächen führt, sind die Augen Reizpforte. Diese Reaktion unterbleibt gänzlich bei geblendeten oder dauernd in der Dunkelkammer befindlichen Tieren; bei ihnen erfolgt weder eine Vergrößerung der Flecken, wenn sie auf gelber, noch eine Verkleinerung, wenn sie auf schwarzer Erde gehalten werden.

Nun hat, wie wir oben angegeben haben, KAMMERER gefunden, daß die Nachkommen von Exemplaren, die man durch längeren Aufenthalt auf gelber Erde stark gelb gemacht hat, im Vergleich mit den Jungen unbeeinflußter Eltern der gleichen Rasse viel mehr Gelb besitzen, was sich schon deutlich äußert, wenn man sie auf der antagonistisch wirkenden schwarzen Erde aufzieht. Hält man aber auch sie auf gelber Erde, so steigert sich die Farbenänderung weit über das von den Eltern Erreichte hinaus. Es fragt sich nun, in welcher Weise diese Beeinflussung der Nachkommenschaft zustande kommt: erfolgt die Übertragung des von dem gelben oder dem schwarzen Untergrund (gelbe oder schwarze Erde, gelbes oder schwarzes Papier) ausgehenden Lichtreizes durch Vermittelung des elterlichen Soma, oder aber wirkt der betreffende Lichtreiz direkt auf die Keimzellen?

In einer soeben erschienenen Untersuchung über den Lichtgenuß im Salamandra-Körper hat ŠEČEROV (1912) durch umsichtig angestellte Experimente gezeigt, daß ein kleiner Bruchteil des einfallenden Lichts durch die Körperwand von Salamandra maculosa hindurch (besonders im Bereich der gelben Flecken) bis zu den Keimdrüsen durchzudringen vermag. Seine Messungen haben aber ergeben, daß die Abschwächung des Lichts dabei eine sehr bedeutende ist. Durchschnittlich $^{172}/_{173}$ wird von der Körperdecke absorbiert; nur $^{1}/_{173}$ (also nur $^{1}/_{6}$ Prozent) gelangt bis zu den Keimdrüsen.

Man kann nun sagen: trotz dieser außerordentlichen Abschwächung des Lichts gelangt doch immer noch ein Bruchteil bis zu den Keimdrüsen. Es liegt also immerhin die Möglichkeit einer direkten Beeinflussung der Keimdrüsen durch das Licht vor. — Die physikalische Möglichkeit als solche allerdings, die Bedingungen für eine Parallelinduktion in dem betreffenden Falle aber nicht!

Bei der von KAMMERER entdeckten Lichtreaktion handelt es sich nämlich nicht etwa darum, daß der „Genuß“ einer gewissen Lichtmenge seitens des Soma Gelbfärbung, der „Genuß“ einer geringeren Menge aber Schwarzfärbung der Haut hervorruft. Dann

müßten die Tiere ja in der Dunkelkammer oder bei Blendung besonders dunkel werden, was nicht der Fall ist. Sie bleiben dann, wie sie eben waren. Dunkel werden sie nur bei sehr heller Beleuchtung auf schwarzem Untergrund; gelb werden sie nur bei ebensolcher Beleuchtung auf gelbem Untergrund. Schwächte Kammerer die Intensität der Beleuchtung ein wenig (etwa um $^1/_3$) ab, gab er den Behältern nicht einen möglichst hellen Standort, sondern stellte sie etwas dunkler, z. B. eine Etage tiefer auf, so konnte weder die eine noch die andere Reaktion mehr beobachtet werden. Und diese Reaktionen auf die Färbung der Umwelt finden, wie die Blendungsversuche lehren, lediglich durch die Vermittlung so ungeheuer feiner Photorezeptoren statt, wie die Wirbeltieraugen sie darstellen; sie unterbleiben bei einer mäßigen Abschwächung der Beleuchtung, bei welcher im übrigen das Auge noch voll seine Funktionen auszuüben vermag. Dies sind die für eine Farbenänderung des Soma erforderlichen Bedingungen. Ihnen stehen als Bedingungen für die „parallele Induktion“ der Keimzellen gegenüber: 1. Abwesenheit des ungeheuer empfindlichen und spezialisierten Rezeptors, den das Wirbeltierauge besonders auch in bezug auf die Farbenwahrnehmung darstellt. 2. Abschwächung der jeweilig gebotenen Lichtstärke um mehr als 99 Prozent. Auf die physiologische Seite dieses Verhältnisses, das also schon physikalisch der Annahme einer Parallelinduktion überaus ungünstig ist, werden wir unten noch zurückkommen.

Physikalisch fast ebenso ungünstig für die Annahme einer Parallelinduktion liegen die Dinge in bezug auf die Vererbung von Veränderungen der äußeren Haut auf Grund von Temperaturreizen bei Tieren mit gut entwickeltem Wärmeregulationsvermögen (sog. Warmblütern oder homöothermen Tieren). Wie wir wissen, ist das Wärmeregulationsvermögen aller Warmblüter kein absolutes, und bedeutendere Temperaturschwankungen spiegeln sich in allerdings sehr abgeschwächter Form in einem leichten Fallen bzw. Steigen der Eigentemperatur der betreffenden Tiere wieder.

Über das Wiederauftreten von durch Temperatureinflüsse erzielten Veränderungen der Eltern bei der Nachkommenschaft von Warmblütern haben wir oben (S. 77) auf Grund der Experimente von Przibram und Sumner berichtet. Congdon (1912) hat sich in dankenswerter Weise der Aufgabe unterzogen zu untersuchen, inwieweit die Versuchsobjekte dieser beiden Forscher, nämlich die Wanderratte (Mus decumanus) und die Hausmaus (Mus musculus), äußeren Temperaturschwankungen gegenüber ihre Eigentemperatur aufrecht zu erhalten

vermögen. Er fand, daß die Wärmeregulation dieser Tiere knapp vor Eintritt der Geschlechtsreife eine außerordentlich vollkommene ist, daß dies Vermögen aber nach Eintritt der Geschlechtsreife nachläßt. Erwachsene Ratten zeigten bei 33° C aufgezogen eine rectale Temperatur von 37,2° C, bei 16° C aufgezogen eine rectale Temperatur von 36,2° C, also eine Differenz von 1° C. Noch bedeutender wird diese Differenz, wenn man den Vergleich nicht zwischen dauernd in differenten Temperaturen gehaltenen Tieren anstellt, sondern dasselbe Tier von der einen in die andere Temperatur bringt. Es treten dann Schwankungen von 1,5—2° C auf. Ein Fallen der Temperatur in etwa gleichem Ausmaß trat ein, wenn man die Tiere aus einer Temperatur von 16° C in eine solche von 5° C brachte und längere Zeit darin beließ. Der Siebenschläfer, Myoxus glis, ein winterschlafendes Tier, besitzt hohen Temperaturen gegenüber ein etwas vollkommneres Regulationsvermögen als Wanderratte und Hausmaus.

Von letzteren Versuchsobjekten können wir summarisch sagen, daß bei ihnen eine Differenz von je 10° C äußerer Temperatur, einer Differenz von etwa je $1\frac{1}{2}$° C der Eigentemperatur entspricht, die als Reiz für die inneren Organe in Betracht kommen könnte. Also auch hier eine außerordentliche (etwa 85% betragende) Abschwächung des bei einer eventuellen Parallelinduktion in Betracht kommenden Reizes, wobei nie aus den Augen zu verlieren ist, daß der so viel stärkere Reiz der Außentemperatur auf die mit besonderen Rezeptoren für Temperaturdifferenzen ausgestattete äußere Haut, der um ein vielfaches schwächere aber auf die solcher Organe entbehrenden Keimdrüsen zu wirken hat[1]). Jedenfalls liegt also, selbst wenn wir zunächst nur die physikalische Seite der Frage, nämlich die absolute Stärke der energetischen Einwirkung in Betracht ziehen, für die Annahme der Parallelinduktion ein gewaltiges Mißverhältnis zuungunsten einer direkten Induktion der Keimzellen vor.

Immerhin ist in den bisher besprochenen Fällen vom rein physikalischen Standpunkt aus die Möglichkeit nicht aus-

---

[1]) Untersuchungen beim Menschen haben gelehrt, daß nur die äußere Haut, die Schleimhäute der Mundhöhle, der Speiseröhre bis etwa in die Gegend des Ringknorpels, ein Teil der Kehlkopfschleimhaut, sowie gewisse Abschnitte der Conjunctiva eine durch Empfindungsreaktionen nachweisbare Temperaturempfindlichkeit besitzen. Dagegen entbehren die inneren Teile des Körpers der Kälte- und Wärmeempfindlichkeit, wie dies bereits von E. H. Weber festgestellt und neuerdings von Lennander (Mitt. aus den Grenzgebieten der Medizin und Chirurgie, Bd. 10, 1902) insbesondere für die Bauchhöhle nachgewiesen worden ist.

geschlossen, daß der physikalische Reiz als solcher die Keimzellen erreicht, freilich in einer Abschwächung, daß er, wie uns Erfahrungstatsachen lehren, in dieser Verdünnung auf die Rezeptoren des Soma angewandt, die betreffenden somatischen Reaktionen nicht mehr auszulösen vermag. Nun gibt es aber eine Anzahl von Experimentalfällen, bei denen von einem physikalischen Reiz, der möglicherweise bis zu den Keimzellen vorzudringen und die betreffenden Wirkungen hervorzubringen vermöchte, überhaupt nicht die Rede sein kann. Ich erinnere z. B. an die Schröder'schen und die neuesten (oben S. 82) wiedergegebenen Pictet'schen Experimente bei Insekten.

Das einzige, was man hiergegen einwenden könnte, ist, daß die betreffenden Versuche — besonders gilt dies für die Schröder'schen Experimente — noch nicht zahlenmäßig so sicher fundiert sind, um Zufälligkeiten auszuschließen, und daß sie deshalb der Nachprüfung bedürfen. Aber wir kennen andere Fälle ähnlichen Charakters, bei denen die Vererbungstatsache vollkommen feststeht. So hat man, wie oben S. 80 berichtet, schon seit langer Zeit beobachtet, daß alle möglichen Tiere, die man dauernd in der Gefangenschaft hält, ihre Scheu vor dem Menschen ablegen bzw. mildern, und daß die so erworbene Zahmheit sich von Generation zu Generation steigert. Durch die Zuchtversuche Przibrams bei Sphodromantis (1909 B) ist diese schon früher häufig gemachte Beobachtung nun auch experimentell festgestellt. Przibram fand bei diesen äußerst wilden und ungeberdigen Heuschrecken eine von Generation zu Generation zunehmende Zahmheit, und zwar unter Zuchtbedingungen, bei denen sich ein Hineinspielen von Zuchtwahl vollkommen ausschließen ließ.

Erwachsen somit der Hypothese von der Parallelinduktion in einer großen Anzahl von Fällen unverhältnismäßig große, in einigen Fällen unübersteigliche physikalische Schwierigkeiten, so ist die physiologische Basis, auf der sie ruht, für alle Fälle von Manifestation identischer spezifischer Reizwirkung bei Soma und Keimzellen unhaltbar. Es liegt mir fern, zu leugnen, daß gewisse Einflüsse auf die Keimzellen direkt einwirken, daß z. B. giftige Stoffe, die dem Körper einverleibt werden, sozusagen passiv bis zu ihnen verschleppt werden können, daß sie hier eine Keimverderbnis, eine „Blastophthorie“, wie Forel (1903) sie nennt, bewirken können. Dies aber ist, so kann man unter Variierung des oben (S. 103) zitierten Weismann'schen Satzes sagen, ganz etwas anderes, als wenn man es glaublich machen soll, daß äußere Anstöße direkt bis zu den Keimzellen durchdringen, und bei ihnen ohne die Vermittlung

der reizempfangenden Apparate des Soma und ohne die so bedingten komplizierten Reaktionsketten Wirkungen hervorbringen, die genau denen entsprechen, die beim Soma nur durch die Vermittlung komplizierter transformatorischer Apparate und zum Teil nur auf Grund einer genauen Lokalisation zustande kommen.

Ehe wir uns zu einer näheren Betrachtung von Fällen spezifischer Reizwirkung wenden, möchte ich darauf aufmerksam machen, daß auf eine nicht spezifische Reizwirkung durchaus nicht immer aus dem Umstande geschlossen werden darf, daß ein und dieselbe Reaktion durch ganz verschiedenartige Reize ausgelöst werden kann. Ein jedem geläufiges Beispiel möge dies erläutern. Lokale Reizung sowohl durch Erhitzung als auch durch leichte Abkühlung, ferner allgemeine Temperatursteigerung, Intoxikation mit Alkohol und anderen Stoffen, psychische Einwirkungen können eine Rötung unserer Wangen hervorrufen, die auf eine Blutüberfüllung der die Wangenhaut versorgenden Arterien infolge einer Erschlaffung der Muskulatur der Gefäßwandung beruht, eine Erschlaffung, die ihrerseits auf nervösen Einfluß (Vasodilatatoren) zurückzuführen ist. Verschiedenartige Reize können also auf teilweise höchst komplizierten Umwegen im Soma so transformiert werden, daß ein und derselbe Endeffekt zustande kommt. Da wir die Umwege in diesem Falle teilweise genau kennen, wird es uns nicht einfallen, aus der Gleichheit der Reaktion auf eine Gleichheit des Gesamtablaufs, auf eine nicht spezifische Wirkung der betreffenden Reize zu schließen. Dasselbe gilt aber auch für Reize, deren Einwirkung bleibende Veränderungen hinterläßt. So lösen beim Coloradokäfer, wie Tower gezeigt hat, bei entsprechender Anwendung mäßige Hitze wie mäßige Kälte, mäßige Feuchtigkeit wie mäßige Trockenheit übereinstimmend Melanismus vereint mit einer leichten Steigerung der Körpergröße aus; dieselben Reize, in größerer Stärke angewandt, lösen übereinstimmend Albinismus vereint mit reduzierter Körpergröße aus. Es bedarf in diesem Falle noch der näheren Analyse, um uns Aufschluß über die Mittelglieder zu verschaffen, die bei dieser Transformation verschiedenartiger Reize bis zur Auslösung derselben besonderen Reaktion eine Rolle spielen. Man vergleiche die über diese Fragen bereits vorliegende Diskussion zwischen M. v. Linden (1904) und Fischer (1907). Jedenfalls haben wir in diesem Falle ebensowenig wie im vorigen das Recht, aus der Gleichheit der Endreaktion bei der Anwendung verschiedenartiger Reize auf die Gleichheit der Gesamtabläufe bei deren Wirkung zu schließen. Viel häufiger sind übrigens die Fälle,

in denen man bei Anwendung antagonistischer Reize, wie Hitze und Kälte oder Feuchtigkeit und Trockenheit entgegengesetzte Reaktionen erhält. So wirkt z. B. bei Salamandra eine Abnahme der Luftfeuchtigkeit gerade entgegengesetzt auf gewisse Farbmerkmale wie ihre Zunahme. Bei den Säugetieren erzeugt Kälteeinwirkung gerade die entgegengesetzten morphologischen Veränderungen der Haut wie die Einwirkung der Wärme. Letzteren Fall, der in mehreren Beziehungen lehrreich ist, wollen wir einer näheren Betrachtung unterziehen.

Nicht allzu extreme Temperatureinflüsse auf Säugetiere wirken als solche ganz vorwiegend auf ihre äußere Haut ein, da die Wärmeregulation des Tieres die anderen Organe diesen Einflüssen so weit entrückt, daß sie, wie wir gesehen haben, nur von außerordentlich viel geringeren Temperaturschwankungen betroffen werden. Dementsprechend lassen sich denn auch fast alle morphologischen Veränderungen, die sich auf solche Einwirkungen hin einstellen, auf Reaktionen der Haut zurückführen. Bei länger dauernder Wärmeeinwirkung vergrößern sich die peripher freien Teile, wie Ohren, Schwänze, Hände und Füße, Hautfalten und Hauthüllen der Geschlechtsorgane; gleichzeitig findet ein Dünnerwerden der Behaarung statt. Alles dies sind ganz vorwiegend Reaktionen desjenigen Organs, das dem unabgeschwächten Reize ausgesetzt ist, der Haut. Einen Hauptanstoß zu diesen Veränderungen gibt dabei wohl die durch die Wärmewirkung bedingte mächtige Entwicklung der Schweißdrüsen und ihrer Ausführgänge, die eine Oberflächenzunahme der gesamten Haut bedingt und andrerseits ein teilweises Verdrängen der Haarbälge und ihrer Talgdrüsen mit sich bringt. Die stärkste Ausbildung der Schweißdrüsen hat, wie uns die vergleichende Anatomie lehrt, an den Innenflächen von Händen und Füßen stattgefunden; bei vielen Tieren wie auch dem Menschen ist hier völlige Haarlosigkeit bei gleichzeitiger stärkster Ausbildung der Schweißdrüsen aufgetreten. An Händen und Füßen erfolgt denn auch bei längerer Wärmeeinwirkung besondere Größenzunahme, und bei klimatischen Wärmevarietäten, wo noch Sohlenbehaarung vorhanden ist, Enthaarung, während sich bei den entsprechenden Kältevarietäten eine Haarbedeckung der Sohlenflächen vorfindet. Bei Kälteeinwirkung machen sich die entgegengesetzten Reaktionen bemerkbar, wobei übrigens nicht nur eine Reduktion der Schweißdrüsen, sondern wohl auch eine direkt anregende Wirkung der Kälte auf das Haarwachstum in Frage kommt.

Wir finden hier also bei näherer Analyse (abgesehen von den mehr konstitutionellen Wirkungen auf Körpergröße und Entwicklungs-

tempo) eine Menge durchaus lokalisierter und spezialisierter Wirkungen der Reize. Und bei dieser Sachlage sollen wir annehmen, daß eine Erwärmung der Keimzellen in toto durch eine ungemein viel (etwa um das Siebenfache) geringere Erhöhung der Gesamttemperatur, die die „Determinanten des Keimplasmas“ direkt ohne Vermittlung der lokalisierten und differenzierten Rezeptoren der Haut trifft, dennoch eine auf die Determinanten der Haut beschränkte und genau korrespondierende Wirkung hervorgebracht haben soll! Diese Spezifikation der Reizwirkung, besonders aber ihre Lokalisation auf die Haut läßt hier wieder die physiologische Hinfälligkeit des Gedankens der Parallelinduktion in besonderer Deutlichkeit hervortreten.

Pictet (s. oben S. 81) berichtet, daß Raupen, deren natürliches Futter aus einer Pflanzenart mit weichen Blättern besteht, nur mit großer Schwierigkeit an eine Ernährung mit harten Blättern zu gewöhnen waren, daß es aber schließlich meist doch bei Anwendung von großer Mühe und Aufmerksamkeit gelang. Ja selbst zur Annahme von Tannennadeln konnte man sie, freilich nur bei Anwendung eines starken Zwanges, bringen. Die Abkömmlinge solcher Eltern gingen dagegen ihrerseits ohne Schwierigkeit an diese artfremde Nahrung und mußten die richtige mechanische Inangriffnahme der ursprünglichen Nahrung erst wieder neu erlernen. Hier haben wir wiederum hüben eine höchst komplizierte, aus taktischen und chemischen Reizen zusammengesetzte und durch streng lokalisierte Pforten eintretende Reizung, drüben im besten Fall einen Teil dieser komplexen äußeren Reizung, die chemische Komponente, die aber auch hier wieder die „Determinanten des Keimplasmas“ ohne jede Vermittlung eines Rezeptors treffen und dennoch dieselbe spezialisierte und lokalisierte Wirkung zur Folge haben müßte, um eine der ersteren parallele Induktion auszuüben.

Auf gelbe Farbe der Umgebung reagiert nach den Befunden Kammerers Salamandra mac. mittels ihrer Augen und nur mittels dieser mit allmählicher Vergrößerung, Lappung, Zusammenfließen der in ihrer Körperhaut vorhandenen gelben Flecken; auf dunkle Farbe der Umgebung mit entsprechender Verkleinerung der gelben Flecken unter Ausdehnung der schwarzen Grundfarbe. Beide Reaktionen erfolgen aber nur, wenn man die Tiere sehr hell hält. Auch die dunkle Farbe der Umgebung bewirkt nur bei sehr heller Gesamtbeleuchtung ein Dunkelwerden der Tiere. Es gibt also eine Helligkeitsschwelle für die durch das Salamanderauge vermittelten Hautreaktionen auf die Farben der Umgebung, wie es nach den Fest-

stellungen der Sinnesphysiologie eine Helligkeitsschwelle für die durch unser Auge vermittelte Reaktion der Farbenempfindung gibt.

Nun kann, wie Šečerov durch seine Messungen festgestellt hat, nur ein verhältnismäßig sehr geringer Teil des gebotenen Lichts bis zu den Keimdrüsen durchdringen. Es beträgt nur etwa den 173sten Teil desjenigen, das dem Auge geboten die Reaktion der Salamanderhaut auf die Umgebungsfarben gewährleistet. Um also die Tatsache des Wiederauftretens vermehrter bzw. verringerter Fleckengröße bei der Nachkommenschaft der betreffenden Salamander durch Parallelinduktion, das heißt durch direkte Einwirkung der Umgebungsfarbe auf das Keimplasma zu erklären, müßten wir annehmen, 1. daß im Keimplasma die „Determinanten" für die Pigmentierung der Haut direkt farbenempfindlich sind, und 2. daß sie ohne den zu ungeheurer Empfindlichkeit herangebildeten Photorezeptor des Auges unvergleichlich feiner auf Farbendifferenzen der Umgebung reagieren, als das Soma mit diesem Rezeptor, so daß die betreffenden Determinanten des Keimplasmas bei Herabsetzung der Lichtintensität auf 0,006 des ursprünglichen Wertes noch auf Farbendifferenzen reagieren, während die durch das Auge vermittelte Reaktion des Soma schon bei einer Herabsetzung auf 0,666 unterbleibt. Man sieht also auch in diesem Falle, zu welchen physiologischen Ungeheuerlichkeiten der Versuch einer Durchführung des Prinzips der Parallelinduktion führt.

Andererseits ist es klar, daß diese Schwierigkeiten bei der Annahme einer somatischen Induktion, das heißt bei der einzig naturgemäßen Auffassung des Individuums mit seinem „Soma" und seinen Keimzellen als eines organischen Ganzen vollkommen fortfallen. Das „Soma" liefert hier eben die unentbehrlichen Apparate zur Rezeption und Transformation der Reize in die spezifischen Erregungen für den Gesamtorganismus mit Einschluß der Keimzellen und damit für das Zustandekommen der Erregungswirkungen sowohl bei den Eltern wie bei den Kindern. Voraussetzung ist dabei nur die hinreichende Empfindlichkeit der reizbaren Substanz der Keimzellen, auf die so übermittelten Erregungen auch anzusprechen. Die Entdeckung einer sensiblen Periode der Keimzellen ist geeignet, manche Rätsel und bisher unverständliche Launen der Reizübertragung der Erklärung näher zu bringen.

Man hat die somatische Induktion der Keimzellen für „unvorstellbar" erklärt. Ich möchte das Gegenteil behaupten. Meiner Meinung nach ist das gänzliche, sozusagen prinzipielle Unberührtbleiben der reizbaren Substanz der Keimzellen von den in der

übrigen reizbaren Substanz des Organismus ablaufenden Erregungen deshalb eine physiologisch undenkbare Vorstellung, weil keinerlei isolierende Strukturen vorhanden sind, die das Plasma der Keimzellen von den mit ihnen organisch zusammenhängenden Geweben des übrigen Körpers trennen (vgl. hierüber meine Arbeit über den Reizbegriff 1910 A). Das Recht, die Keimzellen dem übrigen Körper gegenüber auf einen Isolierschemel zu setzen, wie WEISMANN es tut, müßte doch anatomisch und physiologisch begründet werden. Eine solche Begründung ist nicht gegeben und läßt sich auch tatsächlich nicht geben.

Schon in seinem berühmten „Kampf der Teile im Organismus“ hat ROUX (1881) eine Analyse der Vorgänge unternommen, die bei der eventuellen Vererbung von somatogenen Variationen anzunehmen wären. Neuerdings (1911) hat er diese Analyse weiter ausgeführt und eingehender begründet. Indem ich hier nur auf diese scharfsinnigen und in die Tiefe gehenden Ausführungen verweise, fasse ich das durch unsere bisherigen Erörterungen gewonnene Ergebnis dahin zusammen, daß für das Zustandekommen einer somatischen Induktion der Keimzellen die anatomischen und physiologischen Bedingungen gegeben sind, und daß die Tatsache des Vorkommens selbst durch Beobachtung und Experiment festgestellt ist[1]).

---

[1]) Während der Korrektur erhalte ich Einblick in eine soeben erschienene experimentelle Arbeit von SCHILLER (1912), in der der Verfasser mitteilt, daß es ihm gelungen sei, durch leichte Verbrennungen, denen er die Schwanzspitze von Kaulquappen aussetzte, Veränderungen an den heranwachsenden Urgeschlechtszellen zu induzieren. Bei Weibchen und Männchen von Rana temporaria erfolgten auf eine langsame durch Abschnürung herbeigeführte Amputation von Gliedmaßen Degenerationsvorgänge in den Keimzellen, während die übrigen Gewebe (auch die der Geschlechtsorgane) keine Veränderungen erkennen ließen. — Diese Angaben sind in hohem Grade interessant und geradezu überraschend. Hoffentlich werden die Untersuchungen weiter fortgesetzt und auf ein großes Operations- und Kontrollmaterial ausgedehnt. Da ja vereinzelt Degenerationsvorgänge in den Keimzellen auch bei unoperierten Tieren vorkommen, können Täuschungen durch allerlei Zufälligkeiten hervorgerufen werden, und lassen sich nur durch hohe Vergleichsziffern ausschalten. Einige Kontrolluntersuchungen sind übrigens bereits von SCHILLER, wie er S. 467 angibt, ausgeführt worden. Bei der außerordentlichen Bedeutung dieser Frage wird wohl ein Jeder der Ausdehnung dieser Versuche und ihrer Nachprüfung mit Spannung entgegensehen.

Zehntes Kapitel.

Die somatische Induktion der Keimzellen im Lichte der Bastard- und Variationsforschung.

Wir haben im vorigen Kapitel gefunden, daß physikalische und physiologische Schwierigkeiten eine Durchführung der Parallelinduktion in vielen Fällen unmöglich machen, während Hindernisse dieser Art bei Annahme von somatischer Induktion der Keimzellen nicht vorhanden sind.

Gegen letztere Annahme sind aber auf Grund von Ergebnissen der Bastard- und Variationsforschung Bedenken anderer Art aufgetaucht, und obwohl ihre eigentlichen Grundlagen bisher noch niemals hinreichend scharf präzisiert und näher geprüft worden sind, haben sie gerade in ihrer nebelhaften Form einen bedeutenden Einfluß auf die Vorstellungen vieler moderner Biologen ausgeübt.

Ich möchte die erste der sich hier bemerkbar machenden Schwierigkeiten mit den Worten Kammerers wiedergeben, eines Forschers, der sich für sein Teil in seinen eigenen Arbeiten durch dieses Bedenken nicht hat beirren lassen, ihm aber neuerdings (1911 D) folgenden treffenden Ausdruck gegeben hat: „Ist das ‚Soma' — trotz des zu Recht Bestehens der Mendel'schen Gesetze — fähig, auf das ‚Keimplasma' formative Einflüsse zu nehmen oder nicht? Das zahlenmäßige Verhalten allelomorpher Merkmale bei der Bastardierung verneint diese Frage. Denn wenn die Keimzellen regelmäßig durch Reizleitung vom Soma her beeinflußt würden, so dürfte es nicht nur einzelne ausnahmsweise Fälle einer solchen (auch hier, wie wir sahen, anfechtbaren) Beeinflussung geben, sondern es müßte in der großen Mehrzahl der Fälle zutreffen. Nun trifft aber gerade das Gegenteil zu: Schwarze und weiße Eltern geben lauter schwarze oder graue oder schwarz-weißgefleckte Kinder, ein Paar der letzteren ergibt $1/4$ ebenso schwarze bzw. $1/4$ schwarze und $2/4$ ebenso graue oder gefleckte und $1/4$ rein weiße, fortan rein weiterziehende Enkel! Das Weiß dieser letzteren war in den

Körpern von schwarzer oder grauer oder scheckiger Färbung nicht zu beeinflussen gewesen!"

Denselben Gedanken drückt für einen Fall von Dominanz Przibram (1910) bei Erörterung dessen, was für und wider somatogene Vererbung spricht, folgendermaßen aus: „Gegen somatogene Vererbung spricht: die Geburt reiner Rezessiven aus heterozygoten Müttern." Przibram erwähnt dann eine Hilfshypothese, die man aufstellen könnte, um dieser Schwierigkeit zu begegnen. Ich glaubte aber zeigen zu können, daß überhaupt keine Schwierigkeit vorliegt.

Nur eine genauere Analyse der bei einer Bastardierung und ihren Folgeerscheinungen gegebenen Bedingungen kann uns hierüber aufklären, und zwar haben wir zu analysieren: 1. die reizphysiologischen Bedingungen einer eventuellen somatogenen Vererbung; 2. die Möglichkeit der Manifestation einer solchen Vererbung bei Gelegenheit einer Bastardierung und darauf folgenden Spaltung.

Was die erste dieser beiden Fragen anlangt, so haben wir dieselbe bereits oben (S. 96—99) in dem Kapitel über die Möglichkeit des Zustandekommens einer Induktion der Keimzellen beantwortet. Als bedingende Faktoren für eine somatische (erregungsenergetische) Induktion der Keimzellen kommen, wie wir gesehen haben, folgende drei Arten von Erregungen in Betracht:

1. durch äußere Reize ausgelöste (ektogene) Erregungen;
2. funktionelle Erregungen;
3. morphogene Erregungen.

Die Induktion durch äußere Reize ist diejenige, die offenbar am wirksamsten ist, und um die es sich bei den bisherigen positiven Ergebnissen der experimentellen Forschung über somatische Induktion vorwiegend gehandelt hat. Sie haben wir bereits in den beiden vorigen Abschnitten näher ins Auge gefaßt, und auf sie werden wir unten, wenn wir auf die Variationsforschung eingehen, zurückzukommen haben. Bei den durch die Bastardierung gesetzten Bedingungen, mit denen wir uns jetzt beschäftigen, kommt sie nicht in Betracht. Hier kann es sich nur um funktionelle oder um morphogene Induktion handeln.

Nachdem wir uns über die verschiedenen Modalitäten einer eventuellen somatischen Induktion klar geworden sind, legen wir uns folgende Fragen vor: 1. Sind durch die Bastardierung die Bedingungen für eine dieser Modalitäten somatischer Induktion geschaffen? 2. Ist bei einer Bastardierung die Möglichkeit der Manifestation einer eventuell unter ihrem Einfluß eingetretenen somatischen Induktion gegeben?

Die erste dieser beiden Fragen ist unbedingt zu bejahen. Wir haben ohne weiteres zuzugeben, daß während des Heterozygotenstadiums die Möglichkeit einer morphogenen (unter Umständen auch einer funktionellen) Induktion der Keimzellen in bezug auf die in Frage stehenden Merkmale gegeben ist. Kreuzt man z. B. einen Hühnerstamm mit einfachem Lappenkamm mit einem solchen mit Erbsenkamm, so besitzen die Hähne der F_1-Generation sämtlich Erbsenkämme. Das Merkmal Erbsenkamm dominiert über das Merkmal Lappenkamm, welches nach MENDEL als rezessiv bezeichnet wird. In der F_2-Generation treten aber in der Regel (nicht ausnahmslos) die Rezessiven in gewöhnlichem Verhältnis mit einfachem Kamm wieder auf. Eine morphogene Beeinflussung der Determinanten für einfachen Kamm durch das Soma der F_1-Generation hat also offenbar nicht stattgefunden.

Manche morphologische Merkmale sind, besonders wenn es sich um Färbungsmerkmale handelt, sobald sie einmal fertig ausgebildet sind, nicht mehr imstande, morphogene Erregungen auszulösen, also eine entsprechende Induktion auszuüben. Ich habe bereits oben S. 111 auf solche Fälle bei Besprechung der TOWERschen Experimente hingewiesen und gezeigt, daß z. B. von den Färbungen der Chitinbedeckung der Käfer kein morphogener Einfluß ausgehen kann, weil diese Färbungen auf Pigmentablagerungen in der äußeren Cuticula beruhen, die keine Porenkanäle besitzt und daher in ihrer Tiefe, wo sich die Pigmentablagerungen befinden, außer jeder reizleitenden Verbindung mit der reizbaren Substanz des übrigen Körpers mitsamt seinen Keimzellen steht. Immerhin scheiden solche Fälle für unsere Frage deshalb noch nicht ohne weiteres aus, weil mit der ontogenetischen Entwicklung des betreffenden Charakters Erregungsvorgänge in der reizbaren Substanz verbunden sind, die sich eventuell bis zu den Keimzellen fortpflanzen und auf dieselben eine Induktion ausüben könnten. (In den TOWER'schen Fällen kommt eine solche Induktion deshalb nicht in Frage, weil die ontogenetische Entwicklung des Pigments zu einer Zeit erfolgt, in welcher sich die Keimzellen noch nicht in ihrer „sensiblen Periode" befinden.)

Handelt es sich um funktionelle Eigentümlichkeiten oder um Gewohnheiten und Instinkte, kurz um Dispositionen, die sich nicht durch morphologische Merkmale manifestieren, von denen also keine morphogenen Erregungen ausgehen können, so ist doch die Möglichkeit gegeben, daß solche Dispositionen bei Bastardierung eine funktionelle Induktion ausüben, wenn sie in der heterozygoten

F_1-Generation dominieren und sich bei ihr in Reaktionen manifestieren, welche entsprechende funktionelle Erregungen zur Grundlage haben.

Angenommen, die in allen diesen Fällen in Frage kommenden Erregungen seien kräftig genug, um in der F_1-Generation auf die Keimzellen dieser Generation eine Induktion auszuüben, worin wird der Erfolg dieser Induktion bestehen? Hier liegt nur die Möglichkeit vor, daß der in jeder Keimzelle von F_1 vor der sogenannten „Segregation" vorhandene dominierende[1]) Faktor, den wir D nennen wollen, durch die von dem D-Merkmal ausgehende Induktion in irgendeiner Weise verstärkt wird. Wie wir uns diese Verstärkung vorstellen wollen, ob durch Hinzufügung eines neuen qualitativ gleich beschaffenen Elements oder auf anderem Wege, braucht uns hier nicht zu beschäftigen. Jedenfalls wird sich die eventuelle von dem D-Merkmal ausgehende Neuerwerbung zu dem bereits vorhandenen D und nicht zu seinem Antagonisten R hinzugesellen, und selbstverständlich wird sie sich, sobald die „Segregation" erfolgt, auf die Seite von D und nicht auf die Seite von R schlagen. Erfolgt nun der die Spaltung bedingende Vorgang in den Keimzellen — auch das ist für unsere Frage ganz gleichgültig, ob wir ihn uns als buchstäbliche Segregation oder als Ausschaltung eines Allelomorphen durch einen anderen Modus vorstellen[2]) — so wird notwendigerweise die eine Hälfte der Gameten den Faktor D nebst seinem eventuellen somatogenen Neuerwerb von D-Charakter, die andere Hälfte aber R ohne diesen Neuerwerb besitzen, und das Resultat wird dasjenige sein, welches uns in Wirklichkeit entgegentritt.

Es wird gewöhnlich angenommen, der die Spaltung bedingende Vorgang in den Gameten erfolge zur Zeit der Reifeteilungen der männlichen und weiblichen Keimzellen. Absolut sicher beweisen läßt sich das bis jetzt noch nicht, und jedenfalls bleibt da, wo die Reifeteilungen nicht nach der Ablösung der Gameten aus dem Zellverbande des Körperganzen erfolgen, die Möglichkeit offen, daß unter Umständen **nach** vollzogener „Segregation" noch eine somatische

[1]) Ich führe hier den Nachweis der Einfachheit und Deutlichkeit halber an einem Fall von ausgesprochener Dominanz. Bei intermediären Bastarden, z. B. den oben S. 127 erwähnten grauen oder gefleckten Heterozygoten nach Kreuzung von weißen mit schwarzen Eltern, ist die Sachlage für die uns hier beschäftigende Frage prinzipiell genau die gleiche.

[2]) Vgl. über die Frage der buchstäblichen Segregation meine Ausführungen in der 3. Aufl. der *Mneme* 1911, S. 344—346, 350, 393.

Induktion in der betreffenden Richtung erfolgen könnte. Soviel darf man aber wohl sagen, daß die hierfür in Betracht kommende Zeit in allen Fällen nur eine sehr kurze ist. Schon aus diesem Grunde sind die Chancen äußerst gering, daß gerade in dieser Zeit noch eine ausreichende somatische Induktion der R-Gameten in der betreffenden Richtung erfolgt. Diese Möglichkeit ist indessen nicht für alle Fälle in Abrede zu stellen, und es erscheint mir keineswegs ausgeschlossen, daß in besonderen Fällen und unter ganz bestimmten Bedingungen, besonders wenn es sich um funktionelle Erregungen handelt, eine derartige Beeinflussung auch tatsächlich einmal vorkommt und nachzuweisen sein wird. Unsere experimentellen Erfahrungen sind nämlich zurzeit durchaus noch nicht derartige, um ein abschließendes, für alle Fälle und alle Umstände geltendes Urteil abzugeben. Es gibt gewisse Unstimmigkeiten in der F_2-Generation und späteren Generationen nach manchen Kreuzungen, die die Möglichkeit einer gewissen Induktion der Rezessiven zwar nicht gerade als wahrscheinlich, aber doch auch nicht als völlig ausgeschlossen erscheinen lassen.

Es ist richtig, daß in der großen Mehrzahl der bekannten Fälle die aus einer Mendel-Spaltung hervorgehenden Rezessiven von den entsprechenden reingezüchteten Vertretern des großelterlichen Stammes nicht zu unterscheiden sind. Darbishire (1909) konnte bei Kreuzung von grünen und gelben Erbsen keinerlei Veränderung der Rezessiven wahrnehmen, und zwar bei einer durch mehrere Generationen fortgesetzten Züchtung. Er fand, daß der rezessive Charakter, auch wenn er in den Heterozygoten von F_1—F_4 durch den dominierenden Charakter verdeckt worden war, in F_5 ebenso rein wieder auftrat, wie in der reinen Rasse, die in der P-Generation zur Kreuzung verwendet worden war. Es wäre nun allerdings nicht schwer zu zeigen, daß dies ein Fall ist, in dem eine somatische Induktion durch das Vorhandensein oder die Entwicklung des dominierenden Merkmals überhaupt nicht in Frage kommt. Ebenso könnte man in bezug auf die Mehrzahl der übrigen Fälle nachweisen, daß während des kurzen Zeitabschnittes, zwischen den die Spaltung bedingenden Vorgängen in den Keimzellen und der Ablösung dieser letzteren aus dem Gewebsverbande eine solche Induktion teils ganz ausgeschlossen, teils höchst unwahrscheinlich ist. Von Objekt zu Objekt, von Merkmal zu Merkmal bieten sich hier eben andere Möglichkeiten, und deshalb ist bei der Prüfung dieser Frage eine Behandlung erforderlich, die die Bedingungen einzeln abwägt, die physiologisch individualisiert.

Ich komme zu dem Schluß: Durch die die Spaltungen bedingenden Vorgänge in den Keimzellen ist es gegeben, daß eventuelle Neuerwerbungen in der der Spaltung unterliegenden Richtung auch ihrerseits der Spaltung anheimfallen und somit, wenn sie in der Richtung des dominanten Merkmals liegen, in den Rezessiven nicht in Erscheinung treten können. Eine Beeinflussung der rezessiven Gameten nach Abschluß der die Spaltung bedingenden Vorgänge ist nicht undenkbar; diese Möglichkeit ist aber so beschränkt, daß eine derartige Induktion, wenn überhaupt, nur in seltenen und ganz besonders gelagerten Ausnahmefällen realisiert werden kann. Wir müssen deshalb die zweite der oben von uns gestellten Fragen dahin beantworten, daß bei einer Bastardierung die Möglichkeit der Manifestation einer eventuell unter ihrem Einfluß eingetretenen somatischen Induktion in der großen Mehrzahl der Fälle überhaupt nicht gegeben ist, in dem übrigbleibenden Rest zwar nicht völlig ausgeschlossen, aber sehr gering ist.

Die vorstehenden Darlegungen habe ich bereits im Sommer 1911 in meinem Aufsatz über die somatogene Vererbung im Lichte der Bastard- und Variationsforschung veröffentlicht. Etwa gleichzeitig erschien ein Artikel Johannsens (1911 B) über Erblichkeitsforschung, in der dieser Forscher ebenfalls zu der uns jetzt beschäftigenden Frage Stellung nimmt. Als Beispiel wählt er dabei das von uns oben (S. 88) geschilderte Kammerer'sche Experiment der künstlichen Änderung der Laich- und Brutpflegeinstinkte bei den Geburtshelferkröten sowie folgende von Kammerer durch Kreuzung von nicht abgeänderten mit künstlich abgeänderten Tieren ermittelte Tatsachen, die ich hier mit den Worten Kammerers (1911 D, S. 28) wiedergebe: „Ich kreuzte in dem einen Falle normales Männchen mit abgeändertem Weibchen. Die aus dieser Paarung hervorgehenden Jungen erwiesen sich gelegentlich ihrer ersten Laichperiode samt und sonders als normal, die Männchen brutpflegend, die Weibchen landlegend. Ich dachte mir vorerst nichts anderes, als daß die Instinktvariation infolge Hinzuziehung des normalen Männchens in der Elterngeneration endgültig erloschen sei. Allein sie kam in der Enkelgeneration fast genau bei einem vierten der Nachkommen wieder zum Vorschein; die übrigen Viertel dieser zweiten Nachkommengeneration sind normal. Die umgekehrte Kreuzung, normales Weibchen mit abgeändertem Männchen, hatte folgendes Ergebnis: Die erste Nachkommengeneration hält sich abermals ausnahmslos an das Muster des Vaters, trägt sohin in sämtlichen Individuen die vom Experiment hervorgerufene Fortpflanzungs-

veränderung zur Schau, die Weibchen wasserlegend, die Männchen nicht brutpflegend. Die zweite Nachkommengeneration ist zu einem Viertel normal, zu restlichen drei Vierteln verändert."

JOHANNSEN (1911 B, S. 129) sieht nun in der Tatsache des Auftretens reiner Rezessiver in F_2 einen allgemeingültigen und endgültigen Beweis gegen jede Möglichkeit eines Vorkommens von somatischer Induktion der Keimzellen und versucht den Vertretern der gegenteiligen Ansicht durch folgende Worte auch jeden Rückzug abzuschneiden: „Oder wollen die Psychovitalisten[1]) etwa behaupten, daß eine arme, nur heterozygotisch brutpflegende Kröte (oder aus anderer Kreuzung, etwa eine heterozygotisch wasserlegende Kröte) nur mit der halben Seele dem Instinkte folgt, während die harmonisch veranlagten Homozygoten nicht nur mit Leib, sondern mit ganzer Seele wirken? Und haben die Heterozygoten unter oder hinter der realisierten instinktiven Aktivität etwa ein ebenso mächtiges, passiv psychisches Prinzip, das genau so viele Gameten für sich gewinnen kann, wie der realisierte Instinkt? Ja, wer weiß, was ausgeklügelt werden kann."

Ja, wer weiß das! JOHANNSEN hätte in der Tat nicht nötig gehabt, solche Dinge im vermeintlichen Sinne derer, die er bekämpft, auszuklügeln, sondern richtiger wäre es gewesen, sich statt dessen bis zur letzten Konsequenz des durch die Spaltungsphänomene gegebenen Tatbestandes durchzuarbeiten und die Lösung aus der eigensten Natur des MENDEL'schen Prinzips herauszufinden, die wir oben durch den Satz ausgedrückt haben: „Durch die die Spaltungen bedingenden Vorgänge in den Keimzellen ist es gegeben, daß eventuelle Neuerwerbungen in der der Spaltung unterliegenden Richtung auch ihrerseits der Spaltung anheimfallen und somit, wenn sie in der Richtung des dominanten Merkmals liegen, in den Rezessiven nicht in Erscheinung treten können." Wenn also JOHANNSEN meint, durch KAMMERERS hier zitiertes Experiment werde die sogenannte „*Mneme*"-Lehre SEMONS „sozusagen im Nu hinfällig", so ist es wohl klar, daß es noch mehrerer und beweiskräftigerer „Nu"s bedürfen wird, um die gewünschte Wirkung hervorzubringen.

---

[1]) Aus dem Zusammenhange ergibt sich, daß JOHANNSEN mich mit zu den „Psychovitalisten" rechnet. Die Lektüre dessen, was ich in allen Auflagen der von ihm zitierten *Mneme* an so vielen Stellen sowohl über den Vitalismus als auch über seine psychovitalistische Abart gesagt habe (3. Aufl. 1911, S. 263, 366, 384, 407, 408), würde ihm zeigen, daß ich mich stets in den denkbar schärfsten Gegensatz zu jeder Art von Vitalismus gestellt habe.

Wir haben somit gesehen, daß in bezug auf das Verhalten der Rezessiven bei den Mendel-Spaltungen eine eigentliche Schwierigkeit, das heißt ein Ausbleiben von somatischer Induktion unter Bedingungen, unter welchen ihr Eintreten zu erwarten wäre, gar nicht vorhanden ist. Anders liegen die Dinge bei den durch Pfropfung hervorgebrachten Periklinalchimären (sog. Pfropfbastarden), bei welchen bei der Bildung der Keimzellen nichts einer „Segregation" Entsprechendes stattfindet. Obwohl der berühmte Cytisus adami als eine durch Pfropfung erzielte Zwischenform zwischen Cytisus purpureus und dem gemeinen Goldregen seit nunmehr schon 83 Jahren existiert und sich in einer großen Anzahl von Merkmalen als ein Mittelding zwischen den beiden Stammformen kennzeichnet, haben die wenigen von dieser Form bisher erzeugten Samen stets reine Goldregenkeimlinge ergeben, ohne eine Spur von Beeinflussung durch Cytisus purpureus. Ganz entsprechendes beobachtete Winkler bei seinen allerdings erst seit 4 Jahren bestehenden Pfropfmischlingen zwischen Nachtschatten und Tomate; auch hier lieferten die Samen stets reine, unbeeinflußte Nachkommen der einen der beiden Stammformen. Übrigens ergibt sich aus der Tatsache des häufigen Auftretens von vegetativen reinen Rückschlägen in allen diesen Fällen, daß auch das Soma jeder der beiden im Pfropfmischling vereinigten Formen durch die Ausbildung der Mischmerkmale engraphisch nicht beeinflußt wird, daß also durch die betreffenden morphogenen Erregungen eine engraphische Veränderung weder der Keimzellen noch auch eine solche des Soma zu erzielen ist.

Indem wir unumwunden anerkennen, daß aus den zuletzt besprochenen Tatsachen der Schluß zu ziehen ist, daß in diesen Fällen eine Veränderung der genotypischen Grundlage durch bestimmte, häufig wiederholte morphogene Erregungen nicht stattgefunden hat, wenden wir uns zu ähnlichen wiewohl in mancher Beziehung auch wieder verschiedenen Ergebnissen der Variationsforschung.

Wir gehen dabei von folgendem Satze Johannsens (1911 A) aus: „Within pure lines — if no mutation or other disturbances have been at work — or within a population in which there is no genotypical difference as to the character in question, selection will have no hereditary influence." In dieser Aufstellung findet sich der Konditionalsatz: „Wenn keine Mutation oder andere Störungen wirksam gewesen sind." Nun ist besonders durch die experimentellen Arbeiten Towers, aber auch noch durch zahlreiche andere Untersuchungen festgestellt worden, daß Mutationen

gesetzmäßig durch gewisse unter bestimmten Bedingungen angewandte äußere Eingriffe hervorgerufen werden können. Wir können unter Berücksichtigung dieser Tatsache den Johannsen'schen Satz auch folgendermaßen formulieren: „Selektion innerhalb einer reinen Linie ist nur dann erblich unwirksam, wenn jede Induktion der Keimzellen — auf welchem Wege eine solche zustande kommt, tut nichts zur Sache — ferngehalten wird".

Indem wir diesen Vorbehalt machen, auf dessen Bedeutung wir unten noch einzugehen haben werden, legen wir uns jetzt die Frage vor, welchen Schluß wir aus der genannten Feststellung für die Frage nach der somatogenen Vererbung zu ziehen haben. Gehen wir dabei von einem der von Johannsen genau untersuchten Fälle aus! Säet man die aus einer reinen Linie stammenden Samen einer Bohne aus, so schwankt Samengewicht (bzw. Samengröße) der aus ihnen gezogenen Pflanzen auf Grund der etwas verschiedenen Bedingungen, unter denen die einzelnen Individuen und ihre einzelnen Teile aufwachsen, innerhalb bestimmter Grenzen. Wählt man nun aus diesen Samen die größten und die kleinsten Exemplare aus, so ergeben die Nachkommen der schwersten und größten Bohnen kein durchschnittlich größeres Samengewicht als die Nachkommen der kleinsten. Die betreffenden, offenbar durch kleine äußere Einwirkungen hervorgerufenen Veränderungen der Eltern, die sich im vorliegenden Fall durch Erhöhung des Samengewichts manifestieren, treten in der Nachkommenschaft nicht wieder zutage, sie sind nicht erblich geworden. Oder, anders ausgedrückt, weder die äußere Reizwirkung, die das Soma der Elternpflanze verändert hat, noch auch, wie ich im Hinblick auf andere Fälle hinzufügen will, die durch die Entwicklung der Modifikation im Soma der Elternpflanze bedingten Erregungsabläufe (morphogenen Erregungen) haben die Keimzellen der Pflanze und damit die Reaktionsnorm der Nachkommenschaft verändert.

Damit ist nun zunächst nichts weiter ausgesprochen als die schon längst bekannte Tatsache, daß sehr viele, wir können ruhig sagen, die große Mehrzahl der Einwirkungen, die das Soma, sei es in morphologisch, sei es in funktionell nachweisbarer Beziehung verändern, keine nachweisbare Induktion der Keimzellen hervorrufen. Ich habe dies bereits oben im 2. Kapitel bei Formulierung des Problems erörtert und darauf hingewiesen, daß die Grundfrage nicht lauten darf: Vererben sich Reizwirkungen unter allen Umständen in manifester Weise, sondern vererben sie sich unter günstigen Umständen in manifester Weise? Und was

die Beantwortung letzterer Frage anlangt, so sei daran erinnert, daß den negativen Fällen eine ganze Anzahl positiver gegenübersteht, in denen es bei Anwendung stärkerer Reize beziehungsweise bei Rücksichtnahme auf die Momente besonderer Sensibilität der Keimzellen regelmäßig gelingt, eine entsprechende Induktion dieser letzteren zu erzielen.

Sagen uns somit jene Selektionsversuche innerhalb der reinen Linien nichts prinzipiell Neues, wenn es sich um die erste Nachkommengeneration handelt, so ändert sich die Sache, wenn eine derartige Selektion erfolglos über eine größere Reihe von Generationen ausgedehnt wird, was bekanntlich in einer Anzahl von Versuchen geschehen ist.

Das Ausbleiben einer Vererbung bei Anwendung einer schwachen äußeren Reizung bzw. bei Einwirkung zu einer Zeit außerhalb der sensiblen Periode der Keimzellen läßt nämlich zunächst in seiner Deutung in bezug auf den wirklich erzielten Erfolg zwei Möglichkeiten offen: entweder es ist überhaupt jede Beeinflussung der Keimzellen unterblieben, oder aber es hat eine solche zwar stattgefunden, sie ist aber so verschwindend klein, daß die durch sie bedingten Reaktionsänderungen bei den aus diesen Keimzellen entwickelten Individuen mit unseren Beobachtungsmitteln nicht nachzuweisen sind. Wäre nun letzteres der Fall, so sollte man erwarten, daß die Wiederholung solcher subliminaler Einwirkungen in einer größeren Reihe von Generationen schließlich doch einen wahrnehmbaren Erfolg hervorbringen müßte. Da nun aber ein solcher in den Selektionsversuchen, die zum Teil durch 12 Generationen ausgedehnt worden sind, in der Regel nicht[1]) zutage getreten ist, so wird man zu dem Schluß gedrängt, daß bei derartigen äußerst schwachen Beeinflussungen überhaupt jegliche, auch jede subliminale Induktion der Keimzellen unterbleibt.

Dies ist — die Bestätigung durch Ausdehnung der Experimente auf noch erheblich längere Generationsreihen vorausgesetzt — eine wichtige und keineswegs selbstverständliche Feststellung. Sie

---

[1]) Es liegen allerdings auch einige dem widersprechende Versuchsergebnisse vor. Cuénot erzielte durch fortgesetzte Selektion ein Hellerwerden des Pelzes bei Mäusen, und Castle (1911) fand, daß durch eine entsprechende Selektion bei Ratten eine Verdunkelung erzielt werden konnte. Dieser Autor zitiert auch noch einige andere Beispiele. Die Interpretation dieser wenigen positiven Ergebnisse, denen sehr viel mehr negative gegenüberstehen, muß der Zukunft überlassen werden. Bei der Wichtigkeit der Frage ist eine Weiterführung und Ausdehnung aller dieser Untersuchungen ein dringendes Erfordernis.

besagt nicht etwa, daß überhaupt keine Induktion der Keimzellen möglich ist — das Gegenteil wird ja durch positive experimentelle Tatsachen bewiesen —, sondern nur, daß unter Umständen Einwirkungen, die immerhin stark genug sind, deutliche Reaktionen des Soma hervorzurufen, keine, auch nicht eine infinitesimale engraphische Veränderung der Keimzellen hervorzubringen brauchen.

Dasselbe gilt aber auch für engraphische Veränderungen des Soma selbst. Durchaus nicht alle Einwirkungen, auf die das Soma mit einer Reaktion antwortet, bewirken nun auch eine engraphische Veränderung des Soma. Dies wird außer durch manche andere Tatsachen der Reizphysiologie auch durch Selektionsversuche bewiesen, die an sehr ausgedehnten Reihen — ich sage absichtlich nicht Generationsreihen — ausgeführt worden sind; es sind die Versuche von Jennings (1908, 1909, 1910 A und B, 1911) an Paramaecium. Die Paramaecien einer beliebigen Heuinfusion bilden eine Population im Sinne Johannsens. Isoliert man nun die einzelnen Individuen und züchtet sie rein weiter, so erhält man Deszendenzlinien, innerhalb welcher Selektion, mag sie sich nun auf die durchschnittliche (d. h. durch die „Reaktionsnorm" bedingte) Körpergröße oder auf das Tempo der Teilungen, oder auf die Reaktionsnorm für Eintritt der Konjugation beziehen, machtlos ist, auch wenn diese Selektion durch Hunderte von Teilungsfolgen fortgesetzt wird. Johannsen sagt darüber (1911 A, S. 137): „Here I also may recall the brilliant experiments of H. S. Jennings with Paramaecium, experiments which have been carried out quite independently of my own researches and which have been of great importance for the propagation and support of the genotype-conception. The bearing of these experiments has been attacked on the ground that the Paramaecium multiply asexually; but the matter seems to me of no importance in the present case. The experience that pure-line breeding of plants and pure-strain cultures of microorganisms, in full agreement, demonstrate the non-adequacy of selection as a genotype-shifting factor, is a circumstance of the greatest interest."

Wenn Johannsen in dieser Auslassung die Ansicht vertritt, daß die ungeschlechtliche Vermehrung von Paramaecium für die Beurteilung dieses Falles ohne Bedeutung sei, so ist das soweit richtig, als man nur die biometrische Seite der Frage ins Auge faßt. Für die uns hier interessierende Seite der Frage aber und für das Vererbungsproblem im allgemeinen ist dieser Umstand nicht gleichgültig, sondern von weittragender Bedeutung.

Eine durch bloße Teilungen eines Stammorganismus entstandene Paramaeciumkolonie entspricht durchaus einer auf rein vegetativem Wege (Ausläufer, Zerschneidung, Brutknospen) erzeugten Pflanzenkultur. Die so entstandenen Individuen sind bloße Bruchstücke eines und desselben Individuums, wobei das charakteristische ist, daß bei dieser Vermehrungsart jeder Gegensatz von Soma und Keimzelle fortfällt und sich alles hier lediglich am Soma abspielt.

Was lehren uns also die Zuchtexperimente von Jennings? Sie sagen uns, daß bei Paramaecium die Mehrzahl (nicht alle) der morphologischen und physiologischen Modifikationen, die durch die bisher in Anwendung gebrachten Milieureize erzeugt werden, keine bleibende Veränderung in der reizbaren Substanz des Geschöpfs, keine Engramme hinterlassen, und daß sich auch durch hundertfältige Wiederholung der so beschaffenen Reize keine Engramme erzielen lassen. Diese Feststellung ist an sich wichtig genug, aber sie bezieht sich gar nicht auf eine Folge von verschiedenen Generationen in dem Sinne, den wir sonst dem Begriff Generation beizulegen gewohnt sind. Es gibt in einer solchen Zucht keine Eltern, Kinder, Enkel usw., weil jede frühere Teilungsphase restlos in der späteren aufgegangen ist, und im Laufe der hundertfältigen Teilungen, die zwischen eventuellen Kopulationen liegen können, keinerlei Verjüngungsprozesse auftreten. Eine derartige Paramaeciumkolonie — wie übrigens auch ähnliche Zuchten von anderen lediglich durch Teilung sich fortpflanzenden Mikroorganismen, z. B. von niederen Pilzen — verhält sich mit einem Wort genau so wie ein einziger, freilich in seine zelligen Bestandteile aufgelöster Organismus. In ihre Teile zusammengefügt, würde sie durchaus dem Soma einer Pflanze oder eines Tieres entsprechen. An ihr läßt sich mithin nur die Frage der Erwerbung bzw. Nichterwerbung von Engrammen durch das Soma, nicht aber die sich daran erst anschließende Frage nach der Mittlerrolle untersuchen, die das Soma bei dem Erwerb von Keimzellenengrammen spielt.

Dadurch geschieht aber der anderweitigen Bedeutung der von Jennings und anderen gewonnenen Ergebnisse kein Eintrag. Wir wissen allerdings schon lange, daß auch die reizbare Substanz des Soma keineswegs von allen Reizen, die an sich kräftig genug sind, um Reaktionen auszulösen, in ihrer Reaktionsfähigkeit verändert, das heißt engraphisch beeinflußt wird. Man hätte sich aber denken können, daß in allen solchen Fällen subliminale Engramme entstehen, Veränderungen, die zu schwach sind, um sich

unmittelbar geltend zu machen, die aber durch häufige Wiederholung des Reizes über die Manifestationsschwelle gehoben werden könnten. Die Jennings'schen und verwandte Versuche weisen nun darauf hin, daß sich dies in einer Anzahl von Fällen nicht so verhält. Es scheint mir, daß man aus ihnen schließen darf, daß es eine Grenze gibt, unterhalb welcher ein Reiz bzw. eine Erregung bei einem bestimmten Zustand der betreffenden reizbaren Substanz keine Veränderung der Reaktionsfähigkeit hervorruft, eine Grenze, unterhalb welcher er überhaupt nicht engraphisch wirkt, und wo demzufolge eine beliebig häufige Wiederholung auch nichts an der Sachlage zu ändern vermag.

Andererseits kann es aber als festgestellt gelten, daß, wenn zu einem noch so schwachen Engramm ein neues Engramm gleicher Art hinzugefügt wird, bei der gemeinsamen Ekphorie eine gewisse Steigerung der Wirkung resultiert. Dieser Erfolg der Wiederholung eines engraphisch nicht gänzlich unwirksamen Reizes ist sehr leicht in bezug auf somatische Engramme[1]) nachzuweisen. Auch für Keimzellenengramme geht sie aus vielfachen Beobachtungen hervor, z. B. denen von Kammerer über das Auftreten von Brunstschwielen bei Alytes in der dritten und ihre Verstärkung in den folgenden Generationen, denen von Przibram bei seinen Hitzeratten sowie der von Generation zu Generation zunehmenden Zahmheit von Sphodromantis und anderen ähnlichen Tatsachen, auf die wir im 11. Kapitel noch einzugehen haben werden.

Hier tritt uns wieder die grundsätzliche Übereinstimmung im engraphischen Verhalten des Soma und der Keimzelle entgegen, eine Übereinstimmung, deren Vollständigkeit nach den verschiedensten Richtungen hin ich in der *Mneme* nachzuweisen versucht habe. Die positiven wie die negativen Befunde gelten für Soma wie Keimzelle in gleicher Weise. Was die soeben besprochenen negativen Befunde anlangt, so gelten sie für beide aber nur, wie wir es ausgedrückt haben, „unter Umständen“. Unter anders beschaffenen Umständen aber ist das Bild durchaus verändert. Diese andersgearteten Umstände können sowohl auf der Beschaffenheit der Reize beruhen, als auch in dem besonderen Zustande begründet sein, in welchem sich die reizbare Substanz in dem Augenblick befindet, in dem sie von den Reizen getroffen wird (Zustand ihrer

---

[1]) Vgl. bes. das 15. Kapitel der *Mnemischen Empfindungen* (1909). Auch viele Erscheinungen einer von Jahr zu Jahr sich steigernden Akklimatisation, wie sie z. B. Bordage (1910) bei den nach Réunion verpflanzten Pfirsichbäumen beobachtet hat, sind in diesem Sinne zu deuten (vgl. oben S. 64).

Sensibilität). Unter entsprechend veränderten Voraussetzungen gelingt es dann sehr wohl, sowohl das Soma als auch die Keimzellen engraphisch zu beeinflussen.

Auf die engraphische Veränderung des Soma gehe ich hier nicht näher ein, da ich diesen Gegenstand ausführlich in meinen früheren Arbeiten behandelt habe. Auch bei den oben besprochenen Zuchtversuchen von Jennings an Paramaecium sowie bei überhaupt allen Kulturen, bei denen bloß eine Vermehrung durch Teilung stattfindet, handelt es sich, wie wir gesehen haben, lediglich um die Frage nach einer Veränderung der Reaktionsfähigkeit im Sinne einer Entstehung somatischer Engramme. Nicht nur das Ausbleiben einer solchen Entstehung, sondern auch ihr Eintritt unter bestimmten Verhältnissen wurde bei den betreffenden Versuchen beobachtet. Jennings (1910) fand, daß in seinen Paramaeciumkulturen unter Umständen einige wenige Individuen auftraten, die sich langsamer als der Typus teilten, und andere, die sich rascher als dieser teilten. Diese Unterschiede erhielten sich unbegrenzt in den späteren Teilungsphasen dieser Individuen. Solche bleibende Veränderungen der Reaktionsnorm scheinen besonders nach gelegentlichen Kopulationen aufzutreten. Vielleicht ist mit der Kopulation oder mit der Vorbereitung zu derselben eine Sensibilisierung der reizbaren Substanz, eine „sensible Periode“ verbunden, die zur Folge hat, daß Reize, die zu einer anderen Zeit nicht engraphisch wirken, es zu dieser Zeit tun. Diese Vermutung wäre näher zu prüfen.

Ähnlich wie bei Infusorien und eigentlich noch augenfälliger liegen die Dinge bei reinen, d. h. von einem einzigen Individuum abstammenden Zuchten von Bakterien. Dies wird durch die oben (S. 67, 68) von uns mitgeteilten Zuchtversuche von Hansen, Barber sowie Wolf bewiesen. Auch die Untersuchungen von Kowalenko und Burri weisen meiner Ansicht nach durchaus in diese Richtung; auf die letzteren werden wir noch im 11. Kapitel näher einzugehen haben.

Soviel über die Engraphie des Soma! Ist es nun aber auch möglich, durch Reizeinwirkung eine Induktion der Keimzellen zu erzielen, dergestalt, daß in den aus ihnen entstehenden Organismen die Reaktionsnorm geändert ist, ist es möglich, innerhalb der reinen Linien die „genotypische“ Grundlage durch Reizeinwirkung zu ändern? Diese Möglichkeit wird von keinem Biologen bestritten. Das Auftreten solcher „Mutationen“ hat Johannsen selbst in seinen Zuchten reiner Linien wiederholt beobachtet. Lidforss sah in

seinen Rubuskulturen unzweifelhafte, nicht durch Kreuzung veranlaßte Mutationen in einer Häufigkeit von 1—5 % auftreten, und ebenso sind in Svalöf Mutationen vielfach beobachtet worden. Was die Bedingungen ihres Entstehens anlangt, so ist es, wie Johannsen (1909) sagt, deutlich, „daß die Lebenslagefaktoren einen ganz wesentlichen Einfluß haben — und haben müssen".

Eine genauere Analyse der Entstehungsbedingungen von Mutationen findet sich in dem schönen, von uns schon wiederholt herangezogenen Werk von Tower (1906), der Frucht vieljähriger Experimente, deren Resultate auch von Johannsen anerkannt werden, obwohl sie nur an Reinzuchten angestellt worden sind, nicht aber an „reinen Linien" im strengen Sinne des Wortes, was sich durch die Natur des Untersuchungsobjektes verbot. Durch diese Versuche an verschiedenen Arten von Kartoffelkäfern hat Tower festgestellt, daß es durch gewisse kräftige Temperatur- und Feuchtigkeits- (bzw. Trockenheits-) Reize gelingt, eine engraphische Veränderung der Keimzellen, eine Mutation zu erzielen. Voraussetzung dabei ist, daß man die Reize während der „sensiblen Periode" der Keimzellen einwirken läßt, die in die Zeit ihres Wachstums und ihrer Reifung fällt. Unter Beobachtung der entsprechenden Maßregeln gelang es Tower, 70, 83, ja 100 % der Keimzellen genotypisch zu verändern, das heißt in ihnen Engramme zu erzeugen, die sich in einer dauernd veränderten Reaktionsnorm der Nachkommenschaft manifestierten.

Auch anderen Experimentatoren, die mit Reinzuchten gearbeitet haben, — ich erinnere besonders an die Ergebnisse von Mac Dougal auf botanischem, von T. H. Morgan auf zoologischem Gebiet — ist es gelungen, durch Reizwirkungen erbliche Variationen oder Mutationen, also engraphische Veränderungen der Keimzellen hervorzurufen, doch will ich auf alle diese Versuche nicht weiter eingehen, da bisher keine anderen Versuchsreihen so genau analysiert sind, wie die Tower'schen, und die Grundtatsache von niemandem mehr in Abrede gestellt wird.

Das Resultat unserer Betrachtungen können wir nunmehr in folgenden Sätzen zusammenfassen:

1. Nicht jeder Reiz, der eine Reaktion hervorruft, wirkt engraphisch, das heißt, bewirkt eine bleibende Veränderung der Reaktionsfähigkeit. Über diese schon länger bekannte Tatsache hinaus wird aber durch die Unwirksamkeit der Selektion innerhalb der reinen Linien bzw. der Reinzuchten sehr wahrscheinlich gemacht, daß in vielen Fällen durch eine solche Reizeinwirkung

nicht einmal eine subliminale Veränderung der Reaktionsfähigkeit erzielt wird, kein subliminales Engramm, das sich etwa durch Summation mittels häufiger Wiederholung des Reizes über die Schwelle heben ließe. Dies gilt:

a) sowohl für das Ausbleiben einer engraphischen Beeinflussung des Soma (Experimente von Jennings bei Paramaecium, Barber und anderen bei Bakterien),

b) als auch für das Ausbleiben einer engraphischen Beeinflussung der Keimzellen. (Unwirksamkeit der Selektion in den Experimenten von Johannsen, Tower, Davenport, Love, Pearl und anderen. — Diesen negativen Ergebnissen stehen übrigens einige positive entgegen, deren Bedeutung bis jetzt noch nicht völlig feststeht. Vgl. oben S. 136 Anm.)

Ich möchte hierzu bemerken, daß diese Sätze nur dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnis entsprechen und jedenfalls noch keine absolute Geltung beanspruchen können. Eine Ausdehnung der Versuche über noch sehr viel größere Generationsreihen und eine Verschärfung der Beobachtung der Reaktionen dürfte vielleicht später einmal eine Einschränkung dieser Aussage in bezug auf manche der in Frage stehenden Fälle notwendig machen. Ich will nicht sagen, daß ich dies für wahrscheinlich, ich will nur erwähnen, daß ich es nicht für vollkommen ausgeschlossen halte.

Als zweites Resultat hat sich uns ergeben:

2. In anderen Fällen beschränkt sich die Wirkung der Reize nicht auf die einmalige Hervorrufung einer Reaktion, sondern ergibt eine bleibende Veränderung der Reaktionsfähigkeit, eine engraphische Wirkung, und zwar kann sich dieselbe äußern:

a) am Soma (zahlreiche Tatsachen der Reizphysiologie, der Akklimatisation, vegetative Mutationen),

b) an den Keimzellen (vgl. die Zusammenstellung des betreffenden Tatsachenmaterials im 6. Kapitel der vorliegenden Arbeit). Die Untersuchungen Towers weisen darauf hin, daß zu einer solchen Wirkung in manchen Fällen nicht nur eine besondere Stärke des Reizes, sondern auch eine besondere Empfänglichkeit (sensible Periode) der Keimzellen gehört.

Zu diesen Sätzen sind wir unter Mitberücksichtigung der Ergebnisse der modernen Variationsforschung gelangt. Ist damit nun das Vorkommen einer somatogenen Vererbung bewiesen oder ist es widerlegt? Keins von beiden! Die Variationsforschung hat uns nur in Harmonie mit der übrigen experimentellen Forschung, sowie mit sonstigen Erfahrungen gelehrt, daß nicht alle Er-

regungen, die eine Reaktion des Soma hervorrufen, auch engraphisch wirken, daß dazu vielmehr eine besondere Stärke des Reizes bzw. eine besondere engraphische Empfänglichkeit der reizbaren Substanz (Sensibilisierung) gehört. Sie sagt uns aber nicht das geringste aus über den Weg, auf dem die Reize zu den Keimzellen gelangen.

Allerdings führen die Erfahrungen der Variationsforschung zusammen mit den Schlüssen, die wir aus den „reinen" Rückschlägen der Pfropfmischlinge ziehen können, zu dem Resultat, daß die morphogenen Erregungen nicht oder doch in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle nicht imstande sind, engraphisch zu wirken, und zwar weder auf die Keimzellen noch auf das Soma. Damit würde auch der Ausfall derjenigen Transplantationsversuche harmonieren, bei denen nach Überpflanzung von Ovarium oder Hoden auf ein anderes Individuum das Soma dieses neuen Trägers, der sogenannten „Trag-Amme", auf die Beschaffenheit der aus den transplantierten Gonaden erzeugten Nachkommen keinerlei Einfluß ausübte. Ich erinnere an die diesbezüglichen negativen Resultate von Castle (1909) bei Meerschweinchen und T. H. Morgan (1910) bei Ascidien. Freilich widersprechen dem die Ergebnisse, zu denen Magnus (1907) und Guthrie (1908, 1909, 1911) aus ihren Versuchen bei Kaninchen und Hühnern gelangt sind. Die Beweiskraft dieser Versuche ist aber nach verschiedenen Richtungen hin von Castle, Schultz, Przibram, Kammerer, neuerdings wieder von Davenport (1911) angefochten worden und erscheint in der Tat sehr fragwürdig.

Bei seinen unter allen Vorsichtsmaßregeln ausgeführten Gonadentransplantationen bei Salamandra erhielt Kammerer (1911 D) in gewissen Fällen negative, in ganz bestimmten anderen aber auch positive Resultate, das heißt solche, die mit Wahrscheinlichkeit auf eine Beeinflussung durch morphogene Erregungen des Soma der Trag-Amme hinweisen. Da aber der vorsichtige Forscher in diesem Falle die Möglichkeit einer anderen, allerdings weit gezwungeneren Deutung zugibt, erscheint es mir richtig, diese ganze bis jetzt noch nicht spruchreife Frage nur zu streifen und eine definitive Stellungnahme so lange zu vertagen, bis weitere Experimente eine sicherere Grundlage geschaffen haben werden.

Elftes Kapitel.

Beziehungen der „Mutationen“ zu den anderen Formen erblicher Veränderung.

Wir haben in unseren bisherigen Ausführungen immer nur von erblichen Veränderungen der Reaktionsfähigkeit schlechthin gesprochen, und haben uns jetzt die Frage vorzulegen: gibt es verschiedene Kategorien dieser Veränderungen, die man vielleicht prinzipiell voneinander zu trennen hätte? Und zweitens, wenn sich das herausstellen sollte: ergibt sich aus einer solchen Scheidung ein Kriterium, das für die uns hier beschäftigende Frage von Bedeutung ist?

Wir wollen bei Untersuchung dieser beiden eng zusammenhängenden Fragen von einem Gedankengange ausgehen, den man seit der bekannten Arbeit von Bateson (1894)[1]) häufig in den Schriften von Erblichkeitsforschern angedeutet findet, der aber der schärferen Prüfung und Durcharbeitung durchaus bedarf und eine solche bisher noch nicht gefunden hat. Wie wir im vorigen Kapitel gesehen haben, erkennen jetzt alle Variationsforscher die Möglichkeit einer Änderung der genotypischen Grundlage durch Reizwirkung an, sie leugnen nicht die Möglichkeit einer engraphischen Veränderung der Keimzellen, die sich in einer Änderung der Reaktionsnorm der Nachkommen äußert. Aber, so wenden manche ein, diese Veränderung ist eine sprungförmige und manifestiert sich in einer Sprungvariation (Mutation), sie ist keine „kontinuierliche“, wie man bei ihrer Entstehung durch somatische Induktion erwarten müßte.

---

[1]) Eine kritische Besprechung dieser Arbeit erfolgte schon im Jahre ihres Erscheinens durch W. B. Scott (1894). Kürzlich hat W. D. Matthew die Bedeutung des von Bateson vorgelegten Materials, soweit es sich auf Säugetiere bezieht, kritisch untersucht und ist zu dem Resultat gelangt, daß die weit überwiegende Mehrzahl der mitgeteilten Fälle „are abnormal, or teratological, or reversional, and have absolutely no significance in evolution“ (vgl. Osborn 1912, S. 193—195).

Ist das letztere richtig? Hat man wirklich bei somatischer Induktion, d. h. bei einer durch die Leitungswege des Soma vermittelten Induktion stets oder meistens eine „kontinuierliche“ Beschaffenheit der sich manifestierenden Veränderung anzunehmen? Hier liegt ein großes, obwohl weitverbreitetes Mißverständnis vor, das einer Unklarheit über den physiologischen Vorgang der Reizwirkung überhaupt entstammt. Es ist hier nicht der Ort, diese Frage in ihrer Allgemeinheit zu behandeln; ich behalte mir dies für später vor. Hier sei nur betont, daß es in dem Wesen jeder engraphischen Reizwirkung liegt, mag sie nun das Soma oder die Keimzellen betreffen, die Reaktionsfähigkeit späteren Reizeinwirkungen gegenüber, wenn überhaupt, so diskontinuierlich zu verändern.

Die Erwerbung eines jeden Engramms bedingt insofern eine sprunghafte Veränderung, als die Reaktionsfähigkeit vor der Einwirkung des engraphisch wirksamen Reizes von derjenigen nach der Einwirkung staffelweise verschieden ist. In manchen Fällen ist dieser Unterschied nur „ebenmerklich“, er stellt dann einen sehr kleinen Schritt dar; in anderen Fällen, wenn der Reiz stärker gewesen ist, ist der Unterschied ein viel größerer, statt eines ebenmerklichen Schritts liegt ein viele solcher Schritte messender Sprung vor. Dies gilt für jede engraphische Reizwirkung, also ebenso für die individuelle Erwerbung von Sinnesengrammen (Erinnerungsbildern) und für funktionelle Erwerbungen des Individuums (Phänomene der Übung)[1], wie für die Erwerbung von Keimzellenengrammen. Alle diese Erscheinungen erweisen sich als eine bald schritt-, bald sprungweise Veränderung der Reaktionsfähigkeit.

Natürlich kann man je nach der Beschaffenheit des Reizes und der im Augenblick bestehenden Empfänglichkeit (Sensibilisierung) der reizbaren Substanz unter Umständen denselben oder einen sehr ähnlichen Erfolg einmal durch eine sukzessive Anzahl kleiner oder kleinster Schritte, das anderemal durch einen einzigen großen Sprung erreichen. Auch im ersteren Falle handelt es sich aber um in ihren Manifestationen diskontinuierliche Vorgänge. Wenn Kammerer seine Feuersalamander durch Entziehung des Wasserbeckens bei jedem Gebärakt schrittweise dazu gebracht hat, vom Larvengebären zum Vollmolchgebären überzugehen, so handelt es sich, da diese große Distanz in der engraphischen Veränderung des Soma in kleinere

---

[1]) Eine Lektüre meiner Schriften über die Mneme (*Mneme*, 3. Aufl. 1911, *Mnemische Empfindungen* 1909) wird dies ohne weiteres erläutern.

Etappen zerlegt worden ist, zwar nicht um einen großen Sprung, immerhin aber doch um eine Anzahl kleinerer Sprünge. Ferner ist im vorliegenden Falle nachgewiesen, daß pari passu mit diesen engraphischen Veränderungen des Soma des Muttertiers auch eine entsprechende Engraphie seiner Keimzellen erfolgt.

Ich sagte eben, daß auch die Änderung der Reaktionsweise durch Übung im individuellen Leben schrittweise erfolgt, obwohl hier, wie jeder weiß, die einzelnen Schritte gewöhnlich so klein sind, daß sie sich der Beobachtung entziehen. (Zuweilen erfolgt aber auch hier von Zeit zu Zeit ein etwas größerer Schritt, ein Ruck vorwärts, der das Niveau des Fortschritts merklich verschiebt.) Ganz Entsprechendes werden wir naturgemäß bei der Engraphie der Keimzellen überall da beobachten, wo es sich um eine Induktion durch funktionelle Erregungen, um erbliche Wirkungen des Gebrauchs und Nichtgebrauchs handelt. In diesen Fällen erblicher Veränderung sind die Schritte ebenfalls von unmerklicher Kleinheit. Wir haben dies schon oben im 4. Kapitel durch eine Anzahl von Beobachtungstatsachen sowohl bei der Reduktion der Zehen bei den Lauftieren (S. 36) als auch bei der Augenrückbildung von Proteus (S. 44) nachgewiesen. Was für den phylogenetischen Verlust von Charakteren gilt, das gilt auch für das Neuauftreten von solchen. Osborn sagt darüber in seiner neuesten Veröffentlichung (1912, S. 249): In fifteen previous papers of the writer beginning in 1889 the observation is repeatedly made that all absolutely new characters which we have traced to their very beginnings in fossil mammals arise gradually and continuously". Das Auftreten aller dieser Veränderungen bietet allerdings ein ganz anderes Bild als das der typischen Sprungvariationen, aber im Grunde befinden sich beide Arten von Phänomenen auf derselben Linie, sie stehen nur an den verschiedenen Enden derselben, die einen als Repräsentanten unmerklich kleiner, die anderen als solche extrem großer Schritte. Das Auftreten der einen könnte man mit den Bewegungen des Stundenzeigers, das der anderen mit denen des Sekundenzeigers unserer Uhren vergleichen, die beide tatsächlich in Sprüngen erfolgen. Die Schritte des Sekundenzeigers sind ohne weiteres sichtbar, die des Stundenzeigers aber so minimal, daß seine Bewegung selbst bei Betrachtung unter einer starken Lupe vollkommen kontinuierlich zu erfolgen scheint.

Diese scheinbare Kontinuität der durch funktionelle Erregungen (Gebrauch und Nichtgebrauch) bedingten Veränderungen ist es, die vielfach die unklare und falsche Vorstellung hervorgerufen hat, alle somatische Induktion müsse, wenn überhaupt vorhanden, sich in

kontinuierlicher Variation manifestieren, und eine Diskontinuität der Variabilität beweise ohne weiteres, daß sie nicht somatisch induziert sei. Dies ist in zwiefacher Beziehung unrichtig. Erstens bewegt sich die Variabilität auf Grund funktioneller Induktion nur scheinbar kontinuierlich, in Wirklichkeit aber wie der Stundenzeiger der Uhr in minimalen unmerklichen Schritten vorwärts. Und zweitens ist dabei das Vorhandensein einer somatischen Induktion auf Grund von äußeren, somatisch transformierten Reizen ganz außer acht gelassen, wie wir es an so vielen Beispielen unseres 6. Kapitels kennen gelernt haben. Hier tragen bei größerer Stärke der Reize und hinreichender Sensibilität der Keimzellen die somatisch induzierten Veränderungen auch äußerlich deutlichen Sprungcharakter.

Die umfassendste Analyse von erblicher Variabilität, die wir besitzen, liegt uns in dem großen Werke von Tower über Leptinotarsa (1906) vor, und sie ergibt auf das unzweideutigste, daß jede Reizeinwirkung, die die Keimzellen engraphisch beeinflußt, sich in mehr oder weniger sprunghaften Veränderungen manifestiert.

Das umstehende Diagramm, das Tower als Niederschlag seiner ausgedehnten ökologischen und experimentellen Studien darbietet, stellt die erbliche[1]) Variabilität von Leptinotarsa decemlineata dar, und zwar so, daß im mittleren Drittel diejenigen erblichen Variationen wiedergegeben werden, die man noch rationellerweise mit dem Speziesnamen decemlineata decken kann (Variationsbreite von decemlineata). Das Diagramm bezieht sich auf Färbungsmerkmale, mit denen das Merkmal der Körpergröße Hand in Hand geht; rechts von der Mittellinie sind die albinistischen, links die melanistischen Variationen dargestellt. Dieselben gehen im rechten Drittel des Diagramms in extreme albinistische, im linken Drittel in extreme melanistische Variationen (Mutationen) über. Von albinistischen Mutationen sind eingezeichnet: pallida (p), defectopunctata (d), minuta (n), immaculothorax (i); von melanistischen: melanicum (m), obsoleta (o), tortuosa (t), rubrivittata (r).

---

[1]) Wie Tower angibt, könnte dieses Diagramm auch zur Darstellung der rein somatischen (nicht erblichen) Variationen von Leptinotarsa decemlineata dienen. Solche nicht erbliche Variationen, die man auch im Freileben findet, kann man, wie schon oben (S. 109, Nr. 1) mitgeteilt, erzielen, indem man die Reize am Ende des Larvenstadiums und während des Puppenstadiums einwirken läßt, die Tiere aber nach der Verpuppung wieder unter die gewöhnlichen Bedingungen zurückbringt. Über den Parallelismus dieser nicht erblichen und der erblichen Variationen vgl. oben S. 114.

Tower hat experimentell nachgewiesen, daß sich die kleinen erblichen Variationen innerhalb der Variationsbreite der Art decemlineata (Mitte des Diagramms) in jeder Beziehung ebenso verhalten wie

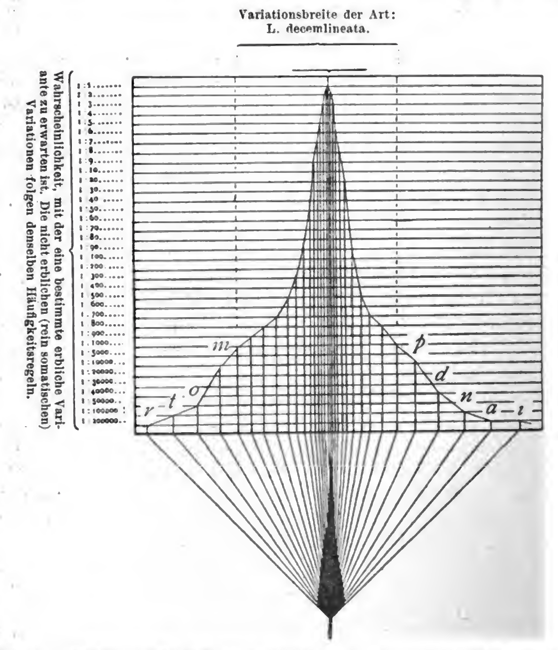


Fig. 4. Darstellung des Häufigkeitsverhältnisses der **erblichen** Varianten von Leptinotarsa decemlineata. Die kleineren erblichen Varianten, welche die Grenzen der Art decemlineata nicht überschreiten, nehmen die Mitte des Diagramms ein. Links davon aufsteigend die extremeren melanistischen Varianten: m = L. melanicum; o = L. obsoleta; t = L. tortuosa; r = L. rubrivittata. Rechts aufsteigend die extremeren albinistischen Varianten: p = L. pallida; d = L. defectopunctata; n = L. minuta; a = L. albida; i = L. immaculothorax. Nach Tower.

die großen Sprünge oder Mutationen und in bezug auf die betrachteten Merkmale nur graduell von ihnen verschieden sind. Lediglich von der Beschaffenheit der Reizstärke und seinem mehr oder weniger vollkommenen Zusammentreffen mit dem Optimum der

Sensibilität der Keimzellen hängt die Art und Stärke der Reaktion, also die Richtung und Größe des Sprunges, das heißt die mehr oder weniger extreme Beschaffenheit der Variation ab. Unter bestimmten Reizbedingungen vermochte Tower die Zahl gewisser albinistischer bzw. melanistischer Variationen innerhalb der Variationsbreite von decemlineata von 4—5 %, wie sie sich in Reinzuchten unter den normalen Bedingungen finden, auf 62 % zu steigern. Bei Anwendung anderer Reizbedingungen konnte eine sehr hohe Prozentzahl der unter natürlichen Bedingungen äußerst seltenen[1]) extremen Variationen (Mutationen) erzielt werden, bei einem Experiment mit L. undecimlineata geradezu 100 % (vgl. Tower, S. 294).

Aus diesen Tatsachen ergibt sich mit der größten Deutlichkeit, daß es sich bei dem Versuch, eine kontinuierliche und eine diskontinuierliche Art der Variation zu unterscheiden, einfach um ein Mißverständnis[2]) handelt, insofern als jede engraphische Reizwirkung stets eine diskontinuierliche Veränderung der Reaktionsfähigkeit bedingt, und also auch jede erbliche Variation einen mehr oder weniger sprungförmigen Charakter besitzen muß und bei näherem Zusehen auch aufweist. Dies gilt für die Manifestation jeglicher Induktion, nicht etwa bloß für die typischen Sprungvariationen, von denen Johannsen (1911 A, S. 153) sagt: „Natura facit saltus.“ In Wirklichkeit wird natürlich in keinem Fall die Kontinuität des Naturgeschehens unterbrochen, und eine größere oder geringere Diskontinuität zeigt sich nur unter der Voraussetzung, daß man den Zustand vor der wirksamen Reizeinwirkung mit demjenigen nach Ablauf des Reizes vergleicht. Aber dann zeigt sie sich eben stets und ist nur graduell abgestuft.

Wir kommen jetzt zu einem zweiten Mißverständnis, das mit dem eben aufgeklärten eng zusammenhängt. Wie wir sehen, ist die Behauptung, somatische Induktion der Keimzellen müsse zu kontinuierlicher, nicht sprungförmiger Variation führen, durchaus unrichtig. Vielmehr muß jede Induktion, welchen Weg sie auch

---

[1]) Entsprechend der größeren Seltenheit der besonderen Bedingungen, die zur Hervorrufung extremer Variationen erforderlich sind, treten die letzteren auch im Naturzustande um so seltener auf, je extremer sie sind. Auch über diesen Punkt gibt das Tower'sche Diagramm Aufschluß.

[2]) Demgegenüber hat Delage schon 1903 auf die Diskontinuität auch minimaler Variationen hingewiesen, und ebenso hat sich Plate (1908) entschieden dagegen ausgesprochen, zwischen kontinuierlicher und diskontinuierlicher Variabilität eine scharfe Grenze zu ziehen, was Lotsy (1908) ebenfalls ablehnt. Auch Goldschmidt (1911, S. 174—184) kommt nach gründlicher Prüfung der Sachlage zu dem gleichen Resultat.

nehmen mag, als schwächerer oder stärkerer Stoß wirken. Die Wiederholung solcher Stöße muß nun notwendigerweise zu einer Akkumulation ihrer Wirkung führen[1]). Phänomene von Akkumulation aber, so wird behauptet, lassen sich bei Wiederholung der Reizwirkung in einer Reihe von Generationen nicht nachweisen.

Nun besitzen wir aber eine ganze Reihe von Zeugnissen für die akkumulative Wirkung von durch mehrere Generationen wiederholten Einwirkungen. WOLTERECK (1909, 1911 B) fand, daß wenn er reine Linien der niedrigköpfigen Form von Daphnia longispina aus dem Lunzer Untersee ins Warmhaus versetzte und überernährte, sofort eine hochköpfige Modifikation auftrat, die jedoch bei baldiger Rückversetzung in die alte Milieustufe schon in der nächsten Generation wieder in die ursprüngliche Form zurückschlug. Beließ er die Zucht aber zwei Jahre lang (etwa 40 Generationen hindurch) im Warmhausmilieu, so zeigte es sich, daß die Tiere auch dann hochköpfige Junge produzierten, wenn sie vor Beginn der Eibildung in niedrige Temperatur versetzt und unterernährt wurden. Ließ er die kärglichen Milieubedingungen auf diese zweite Generation weiterwirken, so trat allerdings in dieser zweiten Generation ein vollständiger Rückschlag zu der niedrigköpfigen Form ein. Aber der Umstand, daß die Tiere einen so scharfen Unterschied in der ersten im reduzierten Milieu geborenen Generation zeigten, je nachdem, ob die Vorfahren in wenigen oder in zahlreichen Generationen im gehobenen Milieu gezogen worden waren, beweist auf das deutlichste eine Akkumulation der Wirkung in der Generationsreihe.

Wie schon erwähnt, beobachtete PRZIBRAM (1909 B) bei Sphodromantis eine von Generation zu Generation sich steigernde Zahmheit bei Zucht der Tiere in der Gefangenschaft unter Ausschluß jeglicher Selektion. Bei den Männchen der Geburtshelferkröten, die KAMMERER (1900 A) unter Bedingungen hielt, welche die Tiere zu einer Begattung im Wasser und zur Aufgabe der Brutpflege zwangen, traten erst von der dritten Nachkommengeneration (F_3) an Spuren von Brunstschwielen in Form von noch unverfärbten Rauhigkeiten auf, und erst in der vierten Nachkommengeneration (F_4) kamen die typischen schwarzen gefärbten Brunstschwielen am Daumenballen, die auf Handteller und Handrücken übergreifen könnten (zuweilen findet sich auch eine Schwiele

[1]) Auf die Art, in welcher die Akkumulation wiederholter engraphischer Einflüsse stattfindet, gehe ich hier nicht weiter ein. Ich habe diese wichtige Frage ausführlich behandelt im 7. und 14. Kapitel der *Mneme* (3. Aufl. 1911) sowie im 15. und 16. Kapitel der *Mnemischen Empfindungen*.

an der Oberseite des Daumens) sowie die Hypertrophie der Vorderarmmuskulatur mit der damit verbundenen Einwärtskrümmung der Extremität zur Entfaltung. Ebenso beobachtete Przibram (1909 A) bei seinen Hitzeratten erst nach drei in der Hitze gehaltenen Generationen ein spontanes Auftreten der Hitzemerkmale bei der vierten Generation, die ihre Embryonalentwicklung in kühlem äußerem Milieu durchgemacht und dann von Geburt an in solchem gezogen worden war.

Ähnliche Akkumulationserscheinungen sind auch bei Pflanzen beobachtet worden. Versetzte Bonnier (1899) Pflanzen von Fontainebleau an die Küste des Mittelmeers, so traten bei ihnen bestimmte Veränderungen auf. Diese Veränderungen verstärkten sich in der zweiten Generation. Auch Lesages' (1890) Experimente weisen in dieselbe Richtung[1]). An dieser Stelle muß ich auf eine Argumentation E. Baurs eingehen, die, wenn sie nicht zurückgewiesen würde, leicht die Hauptgesichtspunkte für die Beurteilung unseres Problems in unrichtiger Weise verschieben könnte. Baur sagt (1911, S. 260): „Man hat eben besonders sehr häufig übersehen, daß die Modifizierung eine gewisse Zeit braucht, um völlig ausgebildet zu werden, und daß diese Zeit oft länger ist als die Dauer einer Generation . . . . Wenn dagegen Kammerer seine Salamander durch Kultur auf gelbem Lehmboden so modifizierte, daß sie eine mehr und mehr sich ausbreitende Gelbfärbung erhielten, so konnte er das Maximum der unter diesen Kulturbedingungen erreichbaren Modifikation nach gelb nicht in einer Generation erzielen, sondern dazu scheinen mir — nach den von ihm veröffentlichten Versuchsresultaten zu schließen — mindestens zwei, vielleicht drei Generationen nötig zu sein. Trotzdem ist aber eine derartige Umänderung der Farbe nur eine Modifikation in unserem Sinne. Vererbbares Merkmal der Salamandra maculosa ist nicht eine bestimmte Färbung und Zeichnung, sondern eine bestimmte — und zwar begrenzte — Modifizierbarkeit der Färbung, und dafür, daß diese Modifizierbarkeit geändert worden sei, haben bisher die Versuche Kammerers keinen Anhaltspunkt gegeben.“

Bisher hat man immer unter „Modifikation“ im engeren Sinne eine rein somatische Veränderung verstanden, die ohne eine gleichzeitige Veränderung der Keimzellen einhergeht, bei der eine Induktion

---

[1]) Man vergleiche hier auch die interessanten Ausführungen von Fürst P. Kropotkin (1910 A und B).

der letzteren fehlt. Dieses Hauptcharakteristikum der „Modifikation“ im Gegensatz zu erblicher Variation läßt Baur jetzt fallen, denn wie ist ohne eine Induktion der Keimzellen eine Akkumulation der Reizwirkung von Generation zu Generation denkbar? Welche Kriterien für Erblichkeit und Nichtvererblichkeit einer Veränderung bleiben uns dann noch? Und hat ferner nicht in den Kammerer'schen Akkumulationsexperimenten eine „Änderung der Modifizierbarkeit“ stattgefunden? So reagiert doch beispielsweise eine männliche Geburtshelferkröte, die man in erster Generation in einem heißen Milieu hält, auf dasselbe ausgesprochen anders als eine solche, deren Eltern und Großeltern bereits demselben Reiz ausgesetzt waren, indem bei der letzteren die morphologischen Merkmale der Umklammerung zur Entwicklung gelangen, bei der ersteren aber nicht. Hier hat also offenbar von Generation zu Generation eine Änderung der Reaktionsfähigkeit stattgefunden. Wenn man die Kernfrage, die Frage nach der Induktion der Keimzellen, in der Weise beiseite schiebt, wie Baur es in seinen Argumentationen tut, so verzichtet man auf das Hauptmoment der Klärung, dessen Einführung zu den großen Verdiensten Weismanns gehört, und beraubt hier die Forschung ihres unersetzlichen Kompasses.

Bei der vegetativen Fortpflanzung durch bloße Teilung gibt es, wie wir oben ausgeführt haben, keine Generationen im strengen Sinne des Wortes. Auch bei dieser Fortpflanzungsart erfolgt eine Akkumulation der Reizwirkung von Teilungsfolge zu Teilungsfolge, wie sich aus den wichtigen Feststellungen von Burri (1910) an Bakterien der Coligruppe ergibt. So fand Burri, daß in Reinzuchten von Bacterium imperfectum die zunächst nicht vorhandene Fähigkeit, Milchzucker zu vergären, nach einiger Zeit auftritt; dieses Auftreten aber erfolgt in kleinen Schritten, deren Betrag sich allmählich akkumuliert. An 2—3 Tage alten sehr verdünnten Kulturen (die Verdünnung gewährleistet allen Individuen gleiche Bedingungen) ließ sich noch keine deutliche Veränderung erkennen; bald darauf tritt ein deutliches partielles Gärungsvermögen auf, aber erst am 5. Tage, also erst nach einer außerordentlich großen Anzahl von Teilungsfolgen, ist das Maximum des Gärungsvermögens erreicht. Dieses maximale Vermögen wird hartnäckig festgehalten, selbst wenn dann lange Zeit auf Nährböden weitergezüchtet wird, die gar keinen Zucker enthalten. Burri zeigte ferner, daß auch das nur partiell entwickelte Gärungsvermögen sehr gut fixiert ist (S. 337), daß also in diesem Falle schon die ersten Schritte der Veränderung zu einem verhältnismäßig konstanten Zustand führen.

Man hat in diesem Falle wie in manchen anderen lebhaft darüber diskutiert, ob es sich um eine echte „Mutation“ handle oder nicht. In Übereinstimmung mit Tower halte ich es für unmöglich, eine prinzipielle Scheidung zwischen Mutationen und anderen erblichen Variationen vorzunehmen, und ganz unbegründet ist jedenfalls die Behauptung, daß bei irgendeiner Klasse von erblichen Veränderungen eine akkumulative Wirkung durch Wiederholung der Reizeinwirkung in der Generationsreihe ausgeschlossen sei. Natürlich läßt sich diese Frage nicht entscheiden an Mutationen, bei denen man wie bei den von de Vries untersuchten den induzierenden Reiz noch nicht analysiert hat. Wo dies aber der Fall ist, wie z. B. bei den in dieser Beziehung gut analysierten Tower'schen „Mutationen“ von Leptinotarsa, da kann es keinem Zweifel unterliegen, daß wenn man die aus L. decemlineata erzeugte Mutation pallida zur entsprechenden Zeit einem entsprechenden neuen Reiz unterwerfen würde, aus ihr die Mutation defectopunctata entwickelt werden könnte, aus dieser dann wiederum durch neue entsprechende Reizung die Mutation minuta und so weiter schrittweise bis zur Mutation immaculothorax. Dasselbe gilt für die melanistische Reihe der Mutationen (vgl. das Diagramm S. 148). Die Tatsache, daß die Distanz von decemlineata bis zu immaculothorax (vgl. Tower 1906, S. 287) und möglicherweise auch in der entgegengesetzten Richtung, von decemlineata zu rubrivittata in einem einzigen großen Sprunge auf Grund einmaliger Reizwirkung genommen werden kann, steht natürlich in keiner Weise in Widerspruch zu der Möglichkeit der Zurücklegung derselben Distanz in kleineren Schritten in einer Folge von Generationen oder, was gleichbedeutend ist, zu der Möglichkeit einer Akkumulation von Reizwirkungen in einer Folge von Generationen.

Ich komme jetzt zu einem dritten Mißverständnis, das ebenfalls dazu geführt hat, die Mutationen von anderen erblichen Variationen durch eine Kluft zu trennen: die Behauptung ihrer völligen Konstanz. Als de Vries in seiner Mutationstheorie (1901) Sprungvariationen, die man als solche schon seit lange kannte (vgl. C. Darwin, 1842, 1844), zum ersten Male eingehend auf ihr erbliches Verhalten hin untersuchte, da fand er, daß neben den zahlreichen Oenotheramutationen, die sich unter den gegebenen Bedingungen konstant vererben, auch Mutationen vorhanden waren, z. B. Oe. scintillans und Oe. elliptica, die selbst bei strengster Reinzucht in jeder Generation wieder in einer Anzahl von Individuen auf die Ausgangsform Oe. Lamarckiana zurückschlugen. Inkonstant ist

wahrscheinlich auch die als Mutation auftretende Pelorie von Linaria vulgaris (10 % Rückschläge, DE VRIES 1906, S. 292). Eine sozusagen regelmäßige Inkonstanz zeigen ferner bei verschiedenen Pflanzen die gelegentlich auftretenden Mutationen der Streifung und der Scheckung. In sehr vielen Fällen, z. B. bei Mirabilis, Verbena, Azalea, Antirrhinum erfolgen immer wieder Rückschläge zu der homogen gefärbten Ausgangsform. Zuweilen erfolgen solche Rückschläge auch als vegetative Rückmutationen.

T. H. MORGAN (1911) erhielt bei Drosophila neben zahlreicheren konstanten auch einige zurückschlagende Mutationen. So ergab z. B. die Mutation der stummelflügeligen Fliegen im besten Falle immer noch mindestens 10 % Rückschläge. Manche Abnormitäten bei höheren Wirbeltieren, wie Fehlen und Überzähligkeit von Fingern und Zehen, Fehlen von Befiederung, Knickschwänze bei Mäusen usw., treten ausgesprochenermaßen als echte Mutationen auf und besitzen einen hohen Grad von Erblichkeit. Eine vollkommene Konstanz liegt aber in der Regel nicht vor. So gibt z. B. DAVENPORT (1907, 1910) von den fünfzehigen Houdan- und Dorking-Hühnerstämmen an, daß in vollkommenen Reinzuchten doch regelmäßig 3—4 % der Individuen zur normalen Vierzehigkeit zurückschlagen. Ähnlich liegen die Dinge nach CASTLE (1906) bei den mehrzehigen Mutationen der Meerschweinchen. Auch das mutative Auftreten überzähliger Brustdrüsen beim Meerschweinchen zeigt keine vollständige erbliche Konstanz. Bei den seit 100 bis 150 Jahren reingezüchteten hornlosen Rinderrassen wie dem Galloway- und dem Suffolk-Rind treten immer wieder gelegentliche Rückschläge auf die horntragende Ausgangsform dieser Mutation ein. Ich mache darauf aufmerksam, daß es sich in allen diesen Fällen nicht etwa um sogenannte Kreuzungsrückschläge, sondern um Rückschläge innerhalb von Reinzuchten handelt. Bei diesen war man stets eifrig darauf bedacht, bei der Weiterzucht jeden etwa auftretenden Rückschlag selektiv auszumerzen. Die Aufzählung von stets wieder Rückschläge ergebenden, im übrigen aber typischen Mutationen — ich erwähne noch die erblich niemals völlig konstant zu erzielenden Gabelungen der Schwanzflosse beim Teleskopfisch — ließe sich leicht erweitern. Ich will hier aber darauf verzichten und nur hervorheben, daß auch bei mutativen Veränderungen von Spaltpilzen (bei denen, wie oben (S. 138) gezeigt, nicht in demselben Sinne von Generationen gesprochen werden darf, wie bei der Fortpflanzung durch Keimzellen), daß auch bei diesen vegetativen Mutationen neben solchen,

die sich durchaus konstant verhalten, auch andere auftreten, die stets wieder Rückschläge abgeben, die also, um rein zu bleiben, einer andauernden ausmerzenden Auslese bedürfen. Ich erinnere z. B. an die zurückschlagenden Mutanten, die Wolf (1909) beim Bacillus prodigiosus erhielt. Aus allem dem geht unzweifelhaft hervor, daß eine durchaus nicht ganz unbeträchtliche Minderzahl von Mutationen nicht konstant weitergezüchtet werden kann, und daß man also die Konstanz nicht als ein durchgreifendes und souveränes Unterscheidungsmerkmal der echten Mutationen hinstellen darf.

Dazu kommt noch etwas weiteres. Auch sehr viele solcher neu entstandenen Mutationen, die sich unter sich durchaus konstant weiterzüchten lassen, verhalten sich bei Rückkreuzung mit der Ausgangsform wie Heterozygoten, es besteht also auch bei ihnen eine Alternative, die bei Reinzucht zwar latent bleibt, bei Rückkreuzung aber manifest wird. Bei den nicht konstant weiterzüchtenden Mutationen manifestiert sich diese Alternative schon bei Inzucht. Es würde mich hier zu weit führen, auf diesen interessanten Gegenstand und die Deutung der Heterozygotie neu entstandener Mutationen einzugehen, eine Deutung, die auf der Grundlage der in der *Mneme* (3. Aufl. 1911, S. 227—332) eingeschlagenen Gedankengänge zu erfolgen hat. Ich gedenke darauf später einmal in anderem Zusammenhange zurückzukommen.

Wir haben nun bei unserer Formulierung der Frage (2. Kapitel) und später bei der Wiedergabe des Tatsachenmaterials eine Veränderung schon immer dann als erblich betrachtet, wenn sie sich bei der Nachkommenschaft der dem Reiz unterworfenen Eltern manifestierte, ohne daß die Nachkommen selbst der betreffenden Einwirkung jemals unterworfen gewesen wären. Die Frage nach dem Konstantbleiben der Veränderungen in den späteren Generationsreihen haben wir aber noch nicht eingehender erörtert. Wir wollen diese Erörterung nunmehr an der Hand einer Kritik vornehmen, der eine der interessantesten Experimentaluntersuchungen Kammerers, diejenige über Instinktsänderungen bei Geburtshelferkröten unterworfen worden ist. Diese Kritik findet sich in E. Baurs Einführung in die experimentelle Vererbungslehre (1911) und enthält verschiedene den Tatbestand verwischende Mißverständnisse, so daß in Anbetracht der Bedeutung der Kammerer'schen Experimente eine Berichtigung schon an sich der Mühe lohnt. Baur sagt über diese Versuche (S. 38): „Bewiesen ist aber auch hier eine Vererbung nicht, denn auch hier haben ja die Bedingungen, welche

die Muttertiere modifiziert haben, auch noch auf die nächste Generation eingewirkt. Diese Tiere haben ja selbst noch unter ganz anderen Bedingungen ihre erste Entwicklung durchlaufen als normale Vergleichstiere, sie haben sich im Eistadium unter abnorm hohen Temperaturen befunden, sind als Larven mit äußeren Kiemen ins Wasser abgesetzt worden usw."

Wie verhält sich diesen Einwänden gegenüber der wirkliche Tatbestand, zu dem ich erstens die von KAMMERER gleichzeitig mitgeteilten sorgfältigen Kontrollversuche und zweitens die Fortführung der Experimente durch mehrere Generationsfolgen rechne? Die Kontrollversuche haben gezeigt, daß die betreffenden Einflüsse während der Embryonalentwicklung, von denen BAUR spricht, für die Hervorrufung der Instinktsvariationen ohne Einfluß sind. Denn:

1. Eier normaler Tiere, die dem brutpflegenden Männchen abgenommen wurden, ließen, im Wasser gezeitigt, Tiere mit normalem Instinkt aus sich hervorgehen (KAMMERER 1909 A, S. 501);

2. Eier von Tieren, bei denen die Aufgabe der Brutpflege habituell geworden war, ließen Tiere ohne Brutpflegeinstinkte hervorgehen, selbst wenn man sie ihre Entwicklung auf dem Lande durchlaufen ließ (KAMMERER 1909 A, S. 513).

BAUR wendet ferner ein, die Eier hätten sich im Eistadium unter abnormen Temperaturen befunden. Durch eine Anzahl von Beobachtungen KAMMERERS (1909 A, S. 501, 510, 534 : 2 b) ist nun sichergestellt, daß bloßes Erwärmen der Eier während ihrer Reifung und Ablage noch nicht zu den betreffenden Instinktsveränderungen führt. Aber davon ganz abgesehen, dieser Einwand kann sich doch höchstens auf diejenigen Eier beziehen, aus denen die erste Nachkommengeneration (F_1) hervorgegangen ist; er ist gegenstandslos gegenüber der zweiten Nachkommengeneration F_2, die aus Eiern der F_1-Generation hervorgegangen ist, da letztere ja unter vollkommen normalen Bedingungen aufwuchs, ihre Keimstoffe entwickelte und zur Reife brachte. Und dennoch wies die aus diesen niemals erwärmten Keimstoffen hervorgegangene F_2-Generation während ihrer ersten Laichperioden die Instinktsveränderung auf das deutlichste auf.

Niemand, der nicht bloß beliebige Bruchstücke, sondern die Gesamtheit dieser ein wohlüberlegtes Ganzes bildenden Experimente KAMMERERS kennt, kann bestreiten, daß durch die auf die Elterngeneration von Alytes ausgeübten Einflüsse eine Veränderung nicht nur der Keimzellen dieser, sondern auch der Keimzellen der folgenden Generation herbeigeführt worden ist. Die Probe auf das

Exempel, daß hier eine wirkliche auf Beeinflussung der Keimzellen beruhende Vererbungserscheinung, daß eine „genotypische Änderung" vorliegt, liefern die von BAUR ebenfalls nicht mitberücksichtigten Kreuzungsversuche KAMMERERS, die ergeben, daß nach Kreuzung der in ihrem Instinkt veränderten Form mit der Ausgangsform in F_2 die bekannten Mendelspaltungen erfolgen. Dies wird denn auch selbst von JOHANNSEN (1911 B, S. 128) zugestanden, der die Veränderung direkt als Mutation bezeichnet. Von der Mehrzahl der typischen Mutationen unterscheiden sich diese genotypischen Veränderungen allerdings durch ihre geringere Konstanz, die sich in dem Auftreten von zunächst nur unvollständigen Rückschlägen in F_2 ausdrückt. Aber dieser Unterschied ist deshalb als kein grundlegender anzusehen, weil es, wie wir soeben gesehen haben, eine immerhin nicht unbeträchtliche Anzahl sonst typischer Mutationen gibt, welche trotz Haltung unter normalen Bedingungen und trotz strengster Inzucht in jeder Generation wieder eine Anzahl Rückschläge auftreten lassen. Andererseits erscheint es durchaus wahrscheinlich, daß eine durch mehrere Generationen fortgesetzte Züchtung unter den anormalen Bedingungen bei Alytes eine noch festere Fixierung der Instinktsänderung bedingen wird. Man darf gespannt darauf sein, zu erfahren, wie die Zucht KAMMERERS, die bereits bis F_6 unter anormalen Bedingungen gehalten worden ist, und bei der von F_4 an eine vollständige Ausbildung der Brunstschwielen auftrat, sich verhalten wird, wenn man F_7, F_8, F_9, F_{10} usw. nun wieder unter den normalen Bedingungen weiterzüchtet. Gedulden wir uns also noch ein wenig!

Wir müssen bei Untersuchung dieser Frage eben immer darauf achten, ob die Verhältnisse, unter denen man die Nachkommen weiterzüchtet, einen hinreichend starken antagonistischen Reiz und dadurch eine Gegeninduktion bedingen, oder nicht. In ersterem Falle wird, je nach der Beschaffenheit des Versuchsobjekts leichter oder schwerer, in größeren oder in kleineren Schritten, ein Rückschlag erfolgen. Wenn man z. B. (vgl. WOLTERECK 1911 B) Daphnien im Warmhausmilieu bei Überernährung züchtet und dadurch gewisse Veränderungen hervorbringt, so bedeutet die Rückversetzung in niedrige Temperatur und Unterernährung keine Herstellung von indifferenten Bedingungen, sondern die Schaffung einer entschiedenen Gegeninduktion, die notwendigerweise mit der Zeit ihre Wirkung ausüben muß. Hat man die erste Induktion nur während einiger Generationen einwirken lassen, so erfolgt bei

Gegeninduktion der Rückschlag sofort; hat man sie während 40 Generationen ausgeübt, so tritt er erst in der zweiten der Gegeninduktion ausgesetzten Nachkommengeneration ein.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß man sowohl die melanistischen als auch die albinistischen Leptinotarsamutationen Towers, also melanicum und rubrivittata, pallida und immaculothorax wieder in gewöhnliche decemlineata zurückverwandeln könnte, wenn man sie bestimmten, genau bekannten Milieubedingungen aussetzen würde, während diese Formen bei mittleren Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen rein weiterzüchten. Von den spontan auftretenden Mutationen, d. h. denen, bei deren Auftreten die bedingenden Ursachen noch unbekannt sind, züchtet, wie wir gesehen haben, ein Teil rein weiter, ein anderer verhält sich dauernd inkonstant. Nicht einmal die strengste, durch viele Generationen fortgesetzte Selektion vermag bei ihnen das immer wieder erneute Auftreten von Rückschlägen zu verhindern. Weitere Experimentaluntersuchungen werden uns sicherlich mit der Zeit die besonderen Reizbedingungen kennen lehren, die für das Auftreten dieser Reversionen bestimmend sind. Ich bemerke übrigens, daß höchstwahrscheinlich diese Reize keineswegs ausschließlich und in allen Fällen im physikalischen Sinne die Antagonisten derjenigen zu sein brauchen, die seinerzeit zur Entstehung der betreffenden erblichen Variation geführt haben.

Endlich möchte ich noch auf einen vierten wichtigen Punkt aufmerksam machen. Auch diejenigen erblichen Variationen, die sich nicht konstant weiterzüchten lassen, sondern auch bei vollkommenster Reinzucht immer wieder einen gewissen Prozentsatz von Rückschlägen abwerfen (z. B. polydaktyle Hühner, Fliegen mit Stummelflügeln usw.), ergeben, genau wie die konstantesten Variationen, bei Kreuzung mit der Ausgangsform Mendelspaltungen der betreffenden Merkmale. Dasselbe gilt, wie Kammerer gezeigt hat, für die durch Einwirkung auf eine Generation erzeugten Instinktsvariationen bei Alytes, bei welchen in der Enkelgeneration (zunächst nur unvollständige) Rückschläge einzutreten pflegen. Auch bei diesen künstlich hervorgerufenen und zunächst nur wenig konstanten Variationen traten bei Kreuzung mit der Ausgangsform typische Spaltungsphänomene auf.

Ebensowenig wie die unvollkommene Konstanz einer erblichen Veränderung ist ferner die „kontinuierliche", besser die in minimalen Schritten erfolgte Entstehung oder Rückbildung eines Organs ein Hinderungsgrund für sein mendelndes Verhalten bei Kreuzungen.

Dies ist neuerdings von OSBORN festgestellt und in seinem interessanten Aufsatz: The continuous Origin of certain Unit Characters (1912, S. 276) folgendermaßen ausgedrückt worden: „Sufficient evidence has been adduced that a very large number of characters which are to the best of our knowledge of continuous origin, present all the appearance of „unit characters“ in the first generation of hybrids.“

Wir fassen nunmehr die Ergebnisse dieses Kapitels in folgenden Sätzen zusammen:

1. Alle erblichen Variationen, nicht nur die typischen „Mutationen“, erfolgen schrittweise. Ein prinzipieller Unterschied zwischen diskontinuierlicher und kontinuierlicher Variation besteht nicht.

2. Viele Tatsachen sprechen dafür und keine dagegen, daß alle erblichen Veränderungen einer Akkumulation durch Wiederholung der Reiz- bzw. Erregungswirkung in der Generationsreihe fähig sind.

3. Auf Grund von größerer oder von geringerer Konstanz läßt sich ebenfalls keine prinzipielle Scheidung von „echten“ Mutationen und anderen erblichen Variationen durchführen.

4. Auch verhältnismäßig weniger konstante erbliche Veränderungen sowie solche, die offenbar durch Akkumulation kleinster Schritte entstanden sind, stellen Merkmale dar, die bei der Kreuzung mit der Ausgangsform den Mendelschen Regeln folgen.

Aus diesen Sätzen ergibt sich der Schluß, daß die „Mutationen“ bzw. Sprungvariationen von anderen erblichen Variationen nur graduell, nicht aber prinzipiell verschieden sind. Auf die deszendenztheoretische Bedeutung der verschiedenen Formen erblicher Veränderung werden wir noch im Schlußkapitel zurückkommen.

Zwölftes Kapitel.

Zusammenfassende Übersicht der Ergebnisse.

Wir haben nunmehr die Darstellung des zur Entscheidung unseres Problems vorliegenden Tatsachenmaterials und die kritische Prüfung desselben beendigt. Wir mußten dabei vielfach sehr ins einzelne gehen, sowohl bei der Wiedergabe der Befunde als auch bei der Berichtigung solcher Einwände, die auf einer ungenauen Kenntnis des Tatbestandes beruhten. Durch eine derartige an sich notwendige Detailarbeit geht aber leicht die richtige Perspektive für die Beurteilung der Proportionen und gegenseitigen Beziehungen der einzelnen Ergebnisse verloren. Es wird also jetzt unsere Aufgabe sein, einen Standpunkt zu gewinnen, der die Grundzüge dieses verwickelten Mosaik von Einzelergebnissen in voller Klarheit und Einfachheit zutage treten läßt.

Wir haben nicht gefragt: werden erworbene Eigenschaften ererbt, sind Modifikationen vererblich? Denn dann beginnt sofort ein höchst überflüssiger und willkürlichem Ermessen Raum gebender Streit über den Begriff „erworbene Eigenschaft“ oder den noch willkürlicheren „Modifikation“ (vgl. oben S. 121 u. 151). Wir haben vielmehr gefragt: dürfen wir annehmen, daß unter günstigen Umständen durch im elterlichen Körper ausgelöste Erregungen die erblichen Potenzen der Keimzellen und damit die Reaktionsnormen der Nachkommen verändert werden können, und zwar, falls diese Erregungen schon bei den Eltern wahrnehmbare Veränderungen hervorgebracht haben, in der Richtung gleichsinniger Veränderung bei Eltern und Nachkommen?

Bei dieser Formulierung wird die physiologische Frage nach dem Zustandekommen der erblichen Veränderungen in den Vordergrund gestellt, was in jeder Beziehung von Vorteil ist. Es kommt dann der zu Mißverständnissen führende Begriff „Eigenschaft“ in Wegfall, der teils zu weit, teils zu eng ist. Zu weit, weil man z. B. auch die durch äußere Gewalt herbeigeführte Abwesenheit eines

Gliedes als Eigenschaft bezeichnen kann, während doch nicht diese Abwesenheit, sondern lediglich die Reaktion des Organismus auf den Eingriff für unser Problem in erster Linie in Betracht kommt (vgl. oben S. 53). Dies ist merkwürdigerweise fast durchweg verkannt worden. Zu eng ist die Bezeichnung andererseits deshalb, weil es Fälle gibt, in denen eine Erregung im elterlichen Körper gar keine manifeste Veränderung hervorzubringen vermag, der Elter also gar keine nachweisbare „Eigenschaft“ erwirbt, und in denen es dennoch keineswegs ausgeschlossen ist, daß die betreffende Erregung eine Induktion der Keimzellen herbeiführt. Ich erinnere an die hierdurch bei der älteren Fragestellung zuweilen entstehenden und von uns S. 113 aufgeklärten Mißverständnisse.

Zweitens enthält unsere Formulierung die notwendige Einschränkung: „unter günstigen Umständen“. Es wird damit von vornherein das häufige Ausbleiben einer Induktion der Keimzellen, das Vorhandensein zahlreicher negativer Fälle berücksichtigt. Wenn wir nunmehr nach Erledigung der Detailarbeit darangehen, die Hauptkonturen unserer Ergebnisse hervortreten zu lassen, wird dies am besten derart geschehen, daß wir uns zunächst die Hauptgruppen der negativen Zeugnisse wieder ins Gedächtnis rufen, ihre Durchschlagskraft prüfen und dann ihr Verhältnis zu den positiven in der Verteilung auf die verschiedenen Arten von Erregungen feststellen. Wir können die negativen Zeugnisse in folgende drei Hauptgruppen zusammenfassen:

1. Negative Tatsachen in bezug auf Vererbung von Sprache, Kenntnissen, Übungsresultaten beim Menschen, von Dressurergebnissen bei Tieren. — Wie die Auseinandersetzungen unseres 3. Kapitels gelehrt haben, sind die Befunde hier durchaus nicht derart, daß man aus ihnen einfach ein Nichtvorhandensein jeder erblichen Induktion in dieser Richtung folgern könnte. Zwar sprechen alle Erfahrungen dagegen, daß beim Menschen konkrete Bewußtseins*inhalte* oder komplizierte Instinkte — letzteres im Gegensatz zu den meisten Tieren — erblich übermittelt werden. Wohl aber sprechen ganz bestimmte Anzeichen für die erbliche Übermittlung von Dispositionen, über deren Wirksamkeit die an der taubblinden Helen Keller gemachten Beobachtungen einiges Licht verbreiten (vgl. oben S. 12). Für die Möglichkeit einer Vererbung von Dressurergebnissen bei Tieren liegen einige positive Beobachtungen vor, die allerdings noch genauere Prüfung erfordern. Dieses ganze Gebiet bedarf dringend einer weiteren Durcharbeitung auf dem Wege der Beobachtung und des Experiments.

2. Negative Tatsachen in bezug auf die Wirkung von Verstümmelungen. Wie wir im 5. Kapitel festgestellt haben, kann es sich bei der Art und Weise, wie wir das Problem formuliert haben, hier nicht um die Vererbung eines traumatischen Defekts als solchem, sondern nur um die Vererbung einer durch das Trauma gesetzten Erregung, einer Reaktion auf das Trauma handeln. Wir haben nun allerdings gefunden, daß auch bei einer derartigen, aus physiologischen Gründen notwendigen Einengung der Fragestellung die meisten der bisherigen Experimentaluntersuchungen und Beobachtungen zu einem negativen Ergebnis geführt haben. Die meisten, aber allerdings nicht alle. Selbst wenn wir davon, daß Maciesza und Wrzosek bei ihrer Nachprüfung der Brown-Séquard'schen Untersuchungen doch eine gewisse Steigerung der betreffenden Disposition bei den Nachkommen traumatisch epileptischer Meerschweinchen festgestellt haben, ganz absehen, weil dieser Befund sich auch noch anders deuten läßt, und auch die Resultate von Klebs und Blaringhem hier einmal beiseite lassen, weil es sich dabei nicht um die Vererbung einer spezifischen durch die Verstümmelung bedingten Reizwirkung handelt: bei den neusten, von uns nur in ihrem Hauptresultat mitgeteilten Verstümmelungsversuchen Kammerers bei Ciona verhält sich dies anders. Sie scheinen bestimmt, dem Experiment hier ein neues Feld zu eröffnen und verbieten es jedenfalls, die Möglichkeit der Vererbung einer durch Verstümmelung bedingten spezifischen Reizwirkung schlechthin zu leugnen.

3. Negative Schlüsse, die sich aus der Unwirksamkeit der Selektion innerhalb der reinen Linien sowie aus den reinen Rückschlägen der Pfropfmischlinge ergeben. Schon aus dem Umstande, daß die große Mehrzahl der Variationen sich nicht vererben, geht die Tatsache hervor, daß die morphogenen Erregungen jedenfalls in der Regel keine Induktion auf die Keimzellen auszuüben vermögen. Denn das Vorhandensein der eine morphologische Variation auszeichnenden Eigentümlichkeit bedingt in der Regel morphogene Erregungen und die Nichterblichkeit beweist die Ohnmacht dieser letzteren. Noch zwingender aber wird dieser Beweis durch die Wirkungslosigkeit der Selektion innerhalb der reinen Linien, die aus der Mehrzahl der bisher angestellten Experimente hervorzugehen scheint und von uns deshalb bis auf weiteres als Tatsache angenommen werden soll (vgl. oben S. 136). Daraus wäre zu folgern, daß nicht einmal eine Wiederholung während einer ganzen Reihe von Generationen etwas auszurichten vermag, daß also nicht eine unter der Manifestations-

schwelle liegende, aber durch häufige Wiederholung über die Schwelle zu hebende induktive Veränderung stattgefunden hat. In diesen Fällen wäre also, die Bestätigung der Tatsache durch weitere über noch viel längere Generationsreihen ausgedehnte Experimente vorausgesetzt, bewiesen, daß weder durch die Reize selbst, denen jene Variationen ihre Entstehung verdanken, noch durch die morphogenen Erregungen, die durch die Entwicklung und das Vorhandensein der für die Variation charakteristischen Merkmale bedingt sind, eine erbliche Veränderung herbeigeführt wird.

Während dies aus der Unwirksamkeit der Selektion der weitaus meisten Variationen innerhalb reiner Linien und Reinzuchten — bei Ausschluß von innerhalb derselben auftretenden „Mutationen“ — klar hervorgeht, verhält sich die Sache bei den Mendelspaltungen anders. Es liegt, wie wir S. 130, 133 gesehen haben, in der Natur der Sache, daß die Rezessiven von der Entwicklung des dominierenden Merkmals unbeeinflußt aus den Spaltungen hervorgehen müssen. Dagegen ergab sich aus den reinen Rückschlägen der Pfropfmischlinge deutlich eine Ohnmacht der entsprechenden morphogenen Erregungen, eine engraphische Wirkung, sei es auf die Keimzellen, sei es auch auf das Soma auszuüben.

Besonders das in der dritten Hauptgruppe zusammengefaßte Tatsachenmaterial hat auf diejenigen, die in dieser Richtung selbst experimentiert haben, und denen durch immer wiederkehrende Erfahrung die Ohnmacht aller oder doch fast aller morphogener Erregungen zur Hervorbringung erblicher Veränderungen ad oculos demonstriert wurde, einen überwältigenden Eindruck hervorgebracht. Mit Recht könnte man daraufhin die ganze Frage für entschieden ansehen, wenn kein widersprechendes positives Tatsachenmaterial vorläge, oder wenn es gelänge, die Beweiskraft desselben durch Erklärungen besonderer Art aufzuheben. Ob letzteres möglich ist, das ist jetzt die Frage.

Wir haben drei Kategorien von im Soma nachweisbaren Erregungen unterschieden, die für eine auf die Keimzellen auszuübende Induktion in Frage kommen: morphogene Erregungen, funktionelle Erregungen, ektogene, d. h. durch äußere Reize ausgelöste Erregungen. Prüfen wir nun unser negatives und unser positives Tatsachenmaterial zunächst auf die Wirksamkeit der morphogenen (durch das bloße Vorhandensein der Bildungen bedingten) Erregungen, so beweisen, wie wir gesehen haben, die soeben unter 3 zusammengefaßten Gruppen die Ohnmacht zum mindesten der großen Mehrzahl der morphogenen Erregungen, eine Induktion auf die Keimzellen

auszuüben. Die Frage, ob eine Induktion transplantierter Gonaden durch morphogene vom Soma der „Trag-Amme“ ausgehende Erregungen möglich ist, lasse ich hier ganz aus dem Spiele. Wenn hier überhaupt in besonderen Fällen eine Induktion stattfinden sollte, was ich noch keineswegs als erwiesen betrachte, so erfolgt sie wohl durch funktionelle und nicht durch morphogene Erregungen.

Ganz anders aber liegen die Dinge in bezug auf somatische Induktion der Keimzellen durch die beiden anderen Kategorien von Erregungen.

Wir wenden uns zunächst zu den funktionellen Erregungen, die sich, wie ich hier bemerken möchte, nicht in allen Fällen scharf von den durch äußeren Reiz ausgelösten Erregungen trennen lassen. So kann sich z. B. unter Umständen die Funktion regelmäßig mit einem äußeren Reiz verbinden, z. B. die Funktion des Gehens mit einem Druck auf die den Boden berührende Hautfläche. Auch auf dem Instinktgebiet gibt es viele intermediäre Fälle. Indessen kommt es auf eine strenge Durchführung der Trennung gar nicht an; diese Trennung dient lediglich einer bequemen Anordnung des Materials bei der Besprechung und ist keine prinzipielle. Die durch Wachstumsvorgänge bedingten Erregungen wird man vielleicht am besten den funktionellen zurechnen, und wenn man dies tut, könnte man geltend machen, daß in den meisten Fällen sich die an Verletzungen sekundär anschließenden Wachstumsvorgänge nicht vererben. Um hier ein sicheres Urteil abzugeben, müßte aber bei den weiteren Experimenten auf die Koinzidenz von Wachstumsvorgang mit sensibler Periode der Keimzellen geachtet werden, was bisher noch nicht geschehen ist. Dazu kommt aber neuerdings eine weitere sehr wichtige Tatsache: die von Kammerer festgestellte Vererbung des traumatisch hervorgerufenen abnormen Längenwachstums der Siphonen bei Ciona. Warten wir die Veröffentlichung der genaueren Daten über dieses grundlegende Experiment ab, das geeignet erscheint, in dieser Richtung neue Perspektiven zu eröffnen.

Als rein funktionell bedingt kann man gewisse allmähliche Veränderungen bei Muskeln, ihre Volumenszunahme sowie die Vergrößerung ihrer knöchernen Ansatzstellen bei starkem Gebrauch bezeichnen, sowie die umgekehrten Vorgänge bei längerem Nichtgebrauch. Ähnliches gilt auch mutatis mutandis für andere Organe, Drüsen usw.

Vermögen nun derartige funktionelle Erregungen auf die Keimzellen eine Induktion auszuüben? Ziehen wir zur Entscheidung

dieser Frage zunächst nur das vorliegende rein experimentelle Tatsachenmaterial in Betracht (wobei wir die experimentell bedingten Instinktsänderungen hier nicht mit berücksichtigen, sondern nur die durch morphologische Merkmale sich manifestierenden Veränderungen ins Auge fassen wollen), so haben wir zuzugeben, daß dieses Material bis jetzt zu einem zwingenden Schluß in keiner Weise ausreicht. Es liegen hier eben erst ganz schwache Ansätze zu einer experimentellen Behandlung der Frage vor. So möchte ich an dieser Stelle darauf aufmerksam machen, daß nach Beobachtungen von Hewitt (1862, 1863) Wildenten unter Domestikation von der 3. Generation an kräftigere Beine bekamen und sich in Haltung und Gang den domestizierten Enten näherten, bei welchen letzteren nach Darwins (1868) Untersuchungen das Skelett der vorderen Extremität im Vergleich zur Wildform stark reduziert, das Skelett der hinteren Extremität dagegen im Vergleich zur Wildform viel mächtiger geworden ist. Soviel ich weiß, sind diese Angaben bisher noch niemals nachgeprüft worden, und doch wäre es ein dringendes Erfordernis, sie durch längere Generationen fortzusetzen, und, sobald sich ein positiver Erfolg etwa einstellen sollte, die anatomischen Befunde an Skelett und Muskulatur genau aufzunehmen.

Auch die Dunkelzüchtungen müßten weiter fortgesetzt und auf möglichst viele Versuchsobjekte ausgedehnt werden. Denn schon die unmittelbare somatische Reaktion der verschiedenen Tierformen auf den Einfluß der Dunkelheit ist sehr verschieden. Bei Insekten z. B., die man vom Ei bis zum Imago in völliger Dunkelheit hält, zeigt sich keinerlei Störung in der Pigmententwicklung, und selbst die vollständig blinden Höhlenkäfer lassen in der großen Mehrzahl nicht den geringsten Pigmentverlust ihrer Körperbedeckung erkennen. Bei vielen Crustaceen dagegen genügt schon ein Dunkelaufenthalt von wenigen Monaten, um eine Depigmentation des Körpers einzuleiten. Bei Daphniden tritt unter solchen Umständen auch eine starke Depigmentation des Auges ein, bei Gammarus und Asellus aber nur eben die ersten Andeutungen einer solchen (vgl. oben S. 40). Hier herrschen also die größten Verschiedenheiten, und es ist selbstverständlich, daß es unter solchen Umständen bei Vererbungsversuchen keineswegs gleichgültig ist, mit welchen Objekten man arbeitet. Die ökologischen Beobachtungen von Schneider und Viré lehren ferner, daß bei Gammarus und Asellus jedenfalls außerordentlich lange Zeiträume, d. h. Beeinflussung äußerst zahlreicher Generationen zur Erzielung positiver

Resultate erforderlich sind. Die Versuche an geeigneten Objekten sind deshalb mit der nötigen Geduld fortzusetzen, jedenfalls ungleich länger als Versuche mit durch kräftige äußere Reize ausgelösten Erregungen.

Auf der anderen Seite besitzen wir aber gerade für die erbliche Wirkung der Funktion, und zwar sowohl auf Grund des Gebrauchs wie des Nichtgebrauchs, so starke Beweise anderer Art, daß sie meiner Ansicht nach genügen würden, die Frage in positivem Sinne zu entscheiden, auch wenn das ganze Tatsachenmaterial nicht vorläge, das eine somatische Induktion durch ektogene Erregung auf dem Wege der Experimentalzucht nachweist. Diese Beweise fließen uns erstens einmal aus dem großen Beobachtungsschatz der Paläontologie und vergleichenden Anatomie zu. Wir haben sie in unseren Ausführungen eigentlich nur gestreift und haben aus der außerordentlichen sich hier bietenden Fülle nur eine Gruppe von Tatsachen herausgegriffen, aus denen hervorgeht, daß viele Reduktionen in voneinander unabhängigen stammesgeschichtlichen Reihen denselben auf das strengste durch die Funktion vorgezeichneten Bahnen folgen. Wir haben dies oben (S. 36) an einem besonderen Fall, der Zehenreduktion bei laufenden und springenden Wirbeltieren: Sauriern, Vögeln, Marsupialiern, Nagern, Paarhufern und Unpaarhufern nachgewiesen.

Andere, ebenso starke Beweise liefern die Beobachtungen über geographische und ökologische Verbreitung der Tiere und Pflanzen. Auch hier haben wir nur ein einziges Beispiel ausgewählt, und zwar eins, das man als ein in größtem Umfange angestelltes Naturexperiment bezeichnen kann, die Reduktion der Augen bei der Mehrzahl der Höhlentiere, welche ebenfalls ganz selbständig in den verschiedensten Klassen, Ordnungen und Familien, also sozusagen Hunderte von Malen neu erfolgt ist. Wir haben dieses Phänomen genauer analysiert und sind zu dem Schluß gekommen, daß in diesem Falle jede andere bisher versuchte Erklärung durchaus versagt. Ist es doch Kammerer (1912) geglückt, die Reduktion des normalerweise rudimentären Proteusauges durch starke, jahrelang fortgesetzte Lichtreize hintanzuhalten und aus dem Organ ein wohlentwickeltes „Lichtauge“ heranzubilden. Damit ist der Beweis geführt, daß Anwesenheit bzw. Mangel des Lichts die Ausbildung bzw. Nichtausbildung des Organs direkt bedingen und ferner, daß das rudimentäre Organ seine ehemaligen erblichen Potenzen noch gar nicht eingebüßt hat. Es ist nur infolge des Lichtmangels und des dadurch bedingten Funktionsausfalls während

sehr vieler Generationen zu einer Art von erblicher Entwicklungshemmung gekommen. Die genotypische Veränderung besteht hier bis jetzt bloß darin, daß diese Augenanlagen sich bei Lichtmangel nicht über ein gewisses Stadium hinausentwickeln und das schon Gebildete sogar zum Teil wieder rückbilden, während die Augen von Lichttieren sich ontogenetisch trotz Lichtmangels vollständig durchentwickeln und nicht rückbilden. Das Proteusauge stellt also nur eine mittlere Etappe auf dem Wege der Augenreduktion infolge von Lichtmangel dar, ein eigentlicher Verlust von erblichen Potenzen, wie wir ihn auf höheren Stufen der Augenreduktion bei anderen Höhlentieren beobachten, ist bei ihm noch gar nicht eingetreten. Dies aber ist mit einer Erklärung des Phänomens durch Panmixie, Germinalselektion sowie mit der Cuénot'schen Erklärung unvereinbar, denn diesen Erklärungen liegt der Gedanke einer von Anfang an erfolgenden Verdrängung gewisser erblicher Potenzen durch andere konkurriende Potenzen zugrunde, und somit haben sich alle Versuche, die Bedeutung des funktionstilgenden Lichtmangels als unmittelbar bedingende Ursache der Reduktion abzuleugnen und ihm nur eine mittelbare Rolle zuzuerkennen, als vergeblich erwiesen.

Diese zoologischen Stichproben mögen hier genügen. Aus Gründen, die vornehmlich in der minder scharf umschriebenen Differenzierung, man könnte sagen, der geringeren Individualisierung der pflanzlichen Organe und der größeren Einförmigkeit ihres Funktionierens liegen, liefern Botanik und Paläophytologie weniger markante Beispiele der eben behandelten Art. Immerhin hat Henslow (1908) eine große Anzahl von botanischen Beispielen zusammengetragen, von denen einige recht beweisender Natur sind. Ferner haben wir im 6. Kapitel einen botanischen Erscheinungskomplex von größter Beweiskraft kennen gelernt, bei dem es sich um funktionelle Erregungen handelt, deren Genese in engster Beziehung zu äußeren Einflüssen (Licht- und Dunkelreizen) steht, weshalb man im Zweifel darüber sein kann, ob diese Erregungen besser den funktionellen oder den ektogenen zuzurechnen sind. Es ist der inhärente, das heißt erblich fixierte Rhythmus einer 12 : 12 stündigen Periodizität im Pflanzenreich.

Wie wir sahen, hat Pfeffer die erbliche Fixierung dieser Periodizität geleugnet und behauptet, daß die nyktinastischen Nachwirkungen nicht erblich geworden sind, obwohl sie unter dem Einfluß des Tagwechsels in einer gewaltigen Zahl aufeinanderfolgender Generationen wiederholt wurden. Als ich dem auf Grund neuer von mir angestellter Experimente entgegentrat (1905), und Pfeffer (1907, 1908)

mir darauf in einer Mißverständnisse allerdings nicht ausschließenden Art erwiderte, nahm Weismann (1909, S. 6) diesen Widerspruch für eine Widerlegung und schrieb: „Die Versuche Semons sind nach dem Urteil des Botanikers Pfeffer nicht richtig.“ Ähnlich, aber noch schärfer äußerte sich H. E. Ziegler (1910, S. 38). Der weitere Verlauf der experimentellen Forschung hat mir aber, wie oben (S. 19, 20) gezeigt, vollkommen recht gegeben (Stoppel 1910, Stoppel und Kniep 1911, Pfeffer 1911). Pfeffer selbst hat in seiner neusten Schrift seinen Widerspruch der Sache nach vollkommen zurückgenommen, und wenn er (S. 285 Anm.) sagt, er könne „auch heute nicht die Existenz einer tagesperiodischen, autonomen Periodizität durch die Versuche Semons als nachgewiesen ansehen“, so möchte ich, um neue Mißverständnisse flüchtiger Leser auszuschließen, dazu bemerken, daß die Negation in diesem Pfeffer'schen Satze sich nur auf „die Versuche Semons“ bezieht. Den Nachweis selbst hält Pfeffer durch die Stoppel'schen und seine eigenen Versuche für erbracht. Und das ist doch das einzig Wesentliche. Als erwiesen ansehen können wir demnach jetzt das Gegenteil der diesbezüglichen Behauptung Weismanns, „daß Einflüsse, die Tausende von Generationen hindurch eingewirkt haben, keinerlei Eindruck im Keimplasma hinterlassen haben“.

Ich habe bereits hervorgehoben, daß es sich bei den Schlafbewegungen der Pflanzen und anderen tagesperiodischen Phänomenen um funktionelle Vorgänge handelt, die in ihrer Genese in engster Beziehung zu äußeren Einflüssen stehen und somit schon zu der dritten Art der somatischen Induktion, derjenigen durch ektogene Erregungen überleiten. Auf rein experimentellem Wege ist neuerdings in einer großen Anzahl von Fällen der Beweis geführt worden, daß durch äußere Reize zwar unter Umständen keine, unter anderen ganz bestimmten Umständen (hinreichende Stärke des Reizes, sensible Periode der Keimzellen) aber stets eine Induktion der Keimzellen herbeigeführt wird. Diese Tatsache wird augenblicklich von keiner Seite mehr in Abrede gestellt. Die Frage ist nur: haben in allen diesen Fällen die Reize nicht etwa als solche auf die Keimzellen eingewirkt, indem sie durch die Körpergewebe hindurch bzw. (bei chemischer Reizung) auf der Bahn des Saft- oder Blutstromes bis zu ihnen vordrangen? oder aber gibt es Fälle, in denen diese Annahme unmöglich ist, und der Vorgang nur im Sinne einer Transformation der Reize zu Erregungen, kurz als somatische Induktion aufgefaßt werden kann?

Sowenig sich nun auch in manchen Fällen die Möglichkeit einer direkten Induktion der Keimzellen durch den physikalischen oder chemischen Reiz ausschließen läßt, so unmöglich ist andererseits diese Erklärung, so undurchführbar die Annahme einer „Parallelinduktion“ in einer ganzen Reihe von anderen Fällen, die wir im 9. Kapitel genau analysiert haben. In einem Teil dieser Fälle kommt eine Erreichung der Keimzellen durch nichttransformierte äußere Reize überhaupt nicht in Frage, in einem anderen Teil ist die Abschwächung dieser Reize auf ihrem Wege durch den Körper so groß (sie beträgt z. B., wie Šećerov festgestellt hat, im Falle der Veränderung der Salamandrafärbung durch die Färbung der Umwelt über 99%), daß wir den Keimzellen eine ungeheuer viel größere Empfindlichkeit für die betreffenden Lichtreize zuschreiben müßten als dem wundervollen Photorezeptor des Soma, dem Auge. Ähnlich verhält es sich mit den Reaktionen der Haut der Warmblüter auf Temperaturreize. Indem ich auf die ausführliche Behandlung dieses Gegenstandes im 9. Kapitel verweise, konstatiere ich hier nur das Schlußergebnis, daß in einer großen Anzahl von Fällen die Ausflucht der Parallelinduktion abgeschnitten und gleichzeitig die Wirksamkeit der somatischen Induktion erwiesen ist.

Dieses Ergebnis ist natürlich höchst unbequem für alle diejenigen, die aus dem negativen Ausfall der Selektion innerhalb der reinen Linien und ähnlichen Befunden auf das Nichtvorkommen von somatischer Induktion überhaupt schließen. Kein Wunder also, daß zahlreiche Angriffe sowohl auf die Zuverlässigkeit der positiv ausgefallenen Zuchtexperimente als auch besonders auf die Beweiskraft dieser Fälle erfolgt sind. Was im einzelnen Berechtigtes an einer solchen Kritik war, habe ich in meiner Darstellung berücksichtigt und mich überhaupt dem großen und naturgemäß verschiedenwertigen Beweismaterial gegenüber so kritisch wie möglich verhalten. Es ließ sich aber feststellen, daß wirklich durchschlagende Einwände den sorgfältig durchgeführten und durch Kontrollzuchten geprüften Experimenten gegenüber, die die Mehrzahl bilden, nicht erhoben worden sind, und ich kann hier die zahlreichen Mißgriffe der gegnerischen Kritik übergehen, die darauf zurückzuführen sind, daß viele Autoren die von ihnen kritisierten Arbeiten nur ungenau kannten, was sich aus dem Ignorieren der Kontrollversuche (in einem Falle sogar der Hauptversuche), sowie aus der Nichtberücksichtigung wichtiger Momente, wie z. B. der Tatsache ergab, daß eine Nachwirkung der induzierten Veränderung für mehrere Gene-

rationen, nicht bloß für die erste Nachkommengeneration nachgewiesen worden war. Da wir diese Irrtümer oben an den betreffenden Stellen richtiggestellt haben, brauchen wir hier nicht näher auf sie einzugehen. Auch der Einwand, die betreffenden Befunde ließen sich durch Selektion innerhalb von Populationen erklären, ist für die jetzt schon sehr große Zahl derjenigen Fälle gegenstandslos, die an Reinzuchten angestellt worden sind, ferner für diejenigen, bei denen es sich nicht um Massenkulturen, sondern um Einzelkulturen handelt, und wo durch Kontrollversuche festgestellt worden ist, daß ein Auftreten der betreffenden Veränderungen bei den Nachkommen unbeeinflußter Eltern nicht erfolgt.

Unberechtigt ist, wie wir gesehen haben, die Forderung, eine induzierte Veränderung müsse, um als erblich angesprochen zu werden, in der unter normalen Bedingungen gehaltenen Nachkommenschaft nicht nur wieder auftreten, sondern sich in der Generationsreihe vollkommen konstant erhalten. Ganz abgesehen davon, daß auch viele typische „Mutationen" niemals eine völlige Konstanz zeigen, ist für eine Anzahl der hier für uns in Betracht kommenden Fälle von somatischer Induktion bereits der Nachweis geführt worden, daß sich durch Wiederholung der Reizwirkung in mehreren Generationen die Fixierung verstärken, bis zu einem gewissen Grade eine Akkumulation erzielen läßt. Die Fortführung dieser erst seit kurzem systematisch vorgenommenen Experimente wird die Bedeutung dieses Gesichtspunkts sicher noch stärker zur Geltung bringen.

Die Aufstellung eines prinzipiellen Unterschiedes zwischen kontinuierlicher und diskontinuierlicher Variabilität, die Annahme, somatische Induktion müsse sich in kontinuierlicher Variabilität manifestieren, beruht, wie wir gesehen haben, auf einem bloßen Mißverständnis. Alle Reize erzeugen, wenn man den Zustand vor der Einwirkung mit demjenigen nach derselben vergleicht, diskontinuierliche Veränderungen. Dasselbe gilt auch für jede engraphische Reizwirkung. Wo es sich um stärkere, somatisch transformierte Reize handelt, die eine Induktion auf die Keimzellen ausüben, wird durch sie naturgemäß eine manifest diskontinuierliche Variabilität bedingt. Bei Induktion durch die viel schwächer wirkenden funktionellen Erregungen (Gebrauch und Nichtgebrauch) werden die Schritte dagegen so klein, daß die Veränderungen in der Generationsreihe den Eindruck der Kontinuität hervorrufen. Aber diese Kontinuität ist, wie wir sahen, nur eine scheinbare, durch die unvollkommene Schärfe unserer Beobachtungsmittel bedingte,

ähnlich wie die Kontinuität der Bewegung des Stundenzeigers unserer Uhren nur eine scheinbare ist, und diese Bewegung sich dem Wesen nach in keiner Weise von der offensichtlich sprungförmigen des Sekundenzeigers unterscheidet. Ein prinzipieller Gegensatz zwischen kontinuierlicher und diskontinuierlicher Variabilität existiert nicht. Alle Variabilität ist im Grunde diskontinuierlich. Auf die deszendenztheoretische Bedeutung der größeren Sprünge, der kleinen und kleinsten Schritte werden wir noch im Schlußkapitel zurückkommen. Die Einwände, die man gegen das Vorkommen von somatischer Induktion der Keimzellen durch ektogene Erregungen erhoben hat, sind demnach in Hinblick auf eine große Reihe von sorgfältigen Experimentaluntersuchungen nicht stichhaltig.

Das Ergebnis unserer Übersicht fasse ich in den folgenden drei Aufstellungen zusammen:

1. Morphogene (durch das bloße Vorhandensein der Teile bedingte) Erregungen sind in der Regel, vielleicht überhaupt, zu schwach, um eine Induktion der Keimzellen herbeizuführen.

2. Funktionelle Erregungen sind unter Umständen imstande, eine, wenn auch gewöhnlich nur schwache und in der Regel erst nach sehr häufiger Wiederholung manifest werdende Induktion der Keimzellen herbeizuführen. Für den Beweis dieses Satzes durch Zuchtexperimente liegen bisher erst einige Ansätze vor. Es bedarf hier eben wegen der Notwendigkeit einer sehr häufigen Wiederholung in den Generationsreihen noch einer Fortführung durch längere Zeiträume. Die aus anderen Quellen stammenden Einsichten, vor allem diejenigen, die uns aus der Paläontologie, der vergleichenden Anatomie, der Ökologie zufließen, ich erinnere z. B. an das Naturexperiment der Augenreduktion bei Höhlentieren und die experimentelle Untersuchung der Beschaffenheit dieser Rückbildung bei Proteus, liefern hier aber so zwingende Beweise, daß mir ein Zweifel nicht mehr berechtigt erscheint.

3. Die Möglichkeit einer Induktion der Keimzellen durch äußere Reize bei entsprechender Beschaffenheit dieser Reize und entsprechendem Zustande der Keimzellen (sensible Periode) wird heutzutage von keiner Seite mehr in Abrede gestellt. Es läßt sich aber ferner der Nachweis führen, daß in einer ganzen Reihe von Fällen diese Induktion nur unter Transformation der physikalischen und chemischen Reize zu somatischen Erregungen erfolgen kann, und daß somit die Hypothese von der Parallelinduktion als allgemeines

Prinzip nicht durchführbar ist. Wir haben deshalb das Vorkommen einer somatischen Induktion durch zu Erregungen transformierte äußere Reize (ektogene Erregungen) als eine auf rein experimentellem Wege bewiesene Tatsache anzusehen.

Zu diesen Resultaten wurden wir geführt, indem wir das gesamte positive wie negative Tatsachenmaterial berücksichtigten und seine Aussagen abwägend verwerteten. Zu einem anderen Ergebnis freilich kommt man, wenn man, beeindruckt von der augenscheinlichen Ohnmacht der meisten morphogenen Erregungen zur Hervorbringung einer Induktion der Keimzellen, diese Erfahrung verallgemeinert und sie auch auf alle funktionellen und ektogenen Erregungen ausdehnt. Um dies zu tun, müssen dann die Zeugnisse der Paläontologie, vergleichenden Morphologie und Ökologie kurzweg als nichtig erklärt werden, indem man sagt, diese Wissenschaften arbeiteten mit „Phänotypen" und besäßen deshalb keinerlei Wert in Fragen der Genetik[1]). Wer sich nicht von den unleugbar glänzenden Erfolgen blenden läßt, auf die die experimentelle Genetik des letzten Jahrzehnts zurückblicken kann, und wer die deszendenztheoretische Bedeutung des zeitlichen Faktors, das heißt der häufigen Wiederholung einer Einwirkung in den Generationsreihen gebührend berücksichtigt, der wird Osborn (1912) beipflichten, wenn er es demgegenüber als die Überzeugung des Paläontologen ausspricht, „that his vision is of a different angle from that of the experimentalist, and that by the triangulation of experiment, of anatomy and of paleontology the truth may at least be more nearly approached".

Mit den entgegenstehenden experimentellen Tatsachen verfahren in der Regel diejenigen Forscher, die aus der Ohnmacht der morphogenen Erregungen zur Hervorbringung einer Induktion der Keimzellen auf eine entsprechende Ohnmacht aller Erregungen schließen, etwas weniger summarisch, doch immer noch summarisch genug. Dieser oder jener schwache Punkt in diesem oder jenem Experiment wird herausgegriffen — wie wir an verschiedenen Stellen (z. B. S. 72, 85, 115, 155—157) gesehen haben, handelt es sich dabei oft auch nur um einen Irrtum des betreffenden Kritikers — und sogleich ist daraufhin dann die Behauptung da, keine einwandfreie experimentelle Tatsache spräche für das Vorkommen von somatogener Vererbung.

---

[1]) Vgl. Johannsen 1911 A. Fast ebenso abfällig äußert sich derselbe Forscher (1909) über den Wert der Zellforschung für die Erblichkeitslehre.

Vielleicht keine, die frei von irgendwelchen Einwänden ist; wohl aber, wie ich gezeigt zu haben glaube, eine ganze Anzahl solcher, die frei sind von begründeten Einwänden.

Nicht durch unvorsichtige Verallgemeinerung und willkürliches Beiseiteschieben unbequemer Tatsachen, sondern nur durch sorgfältiges Abwägen aller zuverlässig beobachteten Tatsachen ist bei der Lösung unseres schwierigen Problems ein Fortschritt zu erreichen. Vieles bleibt noch zu erforschen übrig. So viel steht aber meiner Ansicht nach schon heute fest, daß jede Vererbungs- und Deszendenztheorie mit dem empirisch festgestellten Faktor der somatogenen Vererbung zu rechnen hat.

Dreizehntes Kapitel.

Schluß.

Es bleibt uns noch übrig, einige Worte über die Beziehungen unseres Problems und seiner Beantwortung zu einigen anderen biologischen Grundfragen zu sagen. Diese Erörterung ist deshalb notwendig, weil sie dazu führen wird, eine Anzahl von Gegensätzen zu beseitigen, die sachlich nicht begründet, sondern lediglich durch einseitige und deshalb fehlerhafte Begriffsbildung entstanden sind.

Zunächst stelle ich den Satz auf: es gibt keine allgemeine Theorie der Vererbung neuerer Prägung, deren Lebensnerv von der Annahme oder Ablehnung des Vorkommens von somatischer Induktion der Keimzellen abhängt. Ich will dabei von folgendem Ausspruch von Martius (1909, S. 451) ausgehen: „Mit demselben logischen Zwang, mit dem die ‚Kontinuität des Keimplasmas' die Vererbbarkeit rein somatisch erworbener Eigenschaften ausschließt, muß die ‚Mneme' Semons eine solche fordern. In beiden Fällen also reine Deduktion aus dem Prinzip." Hierin liegt, was zunächst die „Mneme" anlangt[1]), eine völlige Verkennung des Tatbestandes,

---

[1]) Vgl. darüber *Mneme*, besonders das 14. Kapitel der 3. Auflage (1911) sowie die lichtvollen Auseinandersetzungen, die Francis Darwin in seiner „President's Adress" 1908 über diesen Punkt gemacht hat. Ich möchte hier bemerken, daß es mir unrichtig erscheint, für den Fall einer somatischen Übertragung der Engramme von einer „Abbildungstheorie" zu sprechen, wie Weismann und Lang es tun, für den Fall einer direkten Erzeugung genau derselben Engramme durch den physikalischen Reiz aber nicht. Demgegenüber muß daran erinnert werden, daß es überhaupt verfehlt ist, die Reizwirkungen, möge es sich dabei um aktuelle Erregungen oder um latente Engramme handeln, als „Abbilder" der Reize aufzufassen und daß uns Johannes Müller, Hering und Mach längst von jener irrigen Auffassung befreit haben, die in dem Komplex von zerebralen Erregungen bei einer optischen Reizung die „Projektion" des Bildchens sieht, das sich auf der Retina abzeichnet (vgl. *Mnemische Empfindungen*, 1909, S. 39). Mögen die Engramme also durch somatische oder durch Parallelinduktion entstehen, sie als „Abbilder" zu bezeichnen ist in einem Falle ebenso unstatthaft wie im anderen.

die freilich durch die Darstellung, die Weismann (1906, S. 1—5) meiner Theorie gegeben hat, mitverschuldet ist, und der auch solche Kritiker, die meine Ansichten nur aus Referaten, nicht aber aus meinen Originalarbeiten kennen, zum Opfer gefallen sind.

Die eigentliche Grundlage der Mnemetheorie ist erstens die Tatsache, daß die Erregungen der reizbaren Substanz des Organismus nach ihrem „Ausklingen“ zwar als solche verschwinden, daß sie aber bleibende Veränderungen in eben dieser reizbaren Substanz hinterlassen, die ich Engramme genannt habe. Und zweitens, daß diese Engramme in der reizbaren Substanz nicht nur des Soma, sondern, unter günstigen Umständen, auch der Keimzellen zurückbleiben. Dies ist durchaus das Wesentliche, das eigentliche Rückgrat der Theorie.

Es läßt sich nun zeigen, daß es für diese Theorie von durchaus sekundärer Bedeutung ist, ob die korrespondierenden Engramme in Soma und Keimplasma durch einen einheitlichen Vorgang, der als solcher auf organischer Reizleitung beruht, erzeugt werden oder zweifältig durch eine gesonderte Wirkung der äußeren Reize einerseits auf das Soma, andererseits auf das „Keimplasma“. Wäre eine solche (wie wir gesehen haben, durchaus unwahrscheinliche) gesonderte Erzeugung der genau gleichen somatischen und Keimplasma-Engramme erwiesene Tatsache, so würde für die Mnemetheorie daraus keine tiefergehende Schwierigkeit erwachsen. Grundbedingung für sie ist der Nachweis, daß die neuen Potenzen der Keimzellen als Reizprodukte oder Erregungsresiduen, kurz als Engramme erzeugt werden, und daß diese Engramme mit den somatischen Engrammen in allen ihren Eigenschaften und gegenseitigen Beziehungen übereinstimmen.

Diese Grundbedingung der Engrammlehre ist aber durch die Experimente der letzten Jahrzehnte, besonders durch die Versuchsergebnisse, die wir oben im 6. Kapitel ausführlich wiedergegeben haben, über jeden Zweifel sicher erwiesen und wird von keiner Seite mehr in Abrede gestellt.

Daß die so erzeugten neuen „Eigenschaften“ der Organismen sich bei Kreuzungsexperimenten ebenso verhalten wie diejenigen, die wir bereits als historisch gegeben bei ihnen vorfinden, daß sie unter Umständen alternativ vererbt werden („mendeln“), wie Tower (1906) und Kammerer (1909 A, 1910 A) übereinstimmend gefunden haben, kann als ein weiterer Beweis für die Richtigkeit meiner Auffassung gelten, daß das Bestimmende für die „Eigenschaften“ der Organismen die sie bedingenden Erregungsdispositionen sind,

und daß diese letzteren als Engramme bzw. Engrammkomplexe aufgefaßt werden müssen.

Wir wir sahen, hat die experimentelle Forschung zu dem Ergebnis geführt, daß die neuen Erwerbungen der Organismen als Produkte einer wie immer zustande gekommenen Reizwirkung oder Induktion aufzufassen sind. Auf der Grundlage einer Engrammlehre haben wir also unter allen Umständen zu bauen. Im Vergleich damit ist es von verhältnismäßig geringfügiger Bedeutung, ob die Engraphie als ein zusammenhängender Akt, vom Soma zu den Keimzellen fortgeleitet, zustande kommt, oder ob die Annahme einer doppelten und unabhängig nebeneinandergehenden Reizwirkung für Soma und Keimzellen zu Recht besteht. Vorausgesetzt, daß die korrespondierenden Engramme in Soma und Keimzellen die gleichen Eigenschaften und untereinander die gleichen Beziehungen besäßen — und dieser Voraussetzung beugen sich ja auch die Vertreter der Parallelinduktion — würde es, soweit es sich um die Wirkung äußerer Reize handelt, für den Ausbau der Engrammlehre keinen sehr wesentlichen Unterschied machen, für welche Art des Zustandekommens der Engraphie man sich entscheidet.

Bedeutungsvoller wäre nur der Umstand, daß, wenn man eine Beeinflussung der Keimzellen lediglich durch direkte physikalische oder chemische Reize annimmt, nicht aber durch fortgeleitete Erregungen, die erbliche Übertragung von funktionellen Veränderungen, von Gebrauch und Nichtgebrauch, a priori ausscheiden müßte.

Auch mit dieser Einschränkung würde die Engrammlehre sich abfinden können, wenn die Tatsachen es erforderten. Aber, und das ist hier das einzig Wesentliche, sie tun es nicht, ja sie erlauben es nicht einmal, wie sich aus der Gesamtheit der von uns zusammengestellten Tatsachen ergibt. Einzig und allein deshalb, weil, wie wir gesehen haben, die Annahme einer Parallelinduktion in vielen Fällen physikalisch und physiologisch undurchführbar ist, und zahlreiche Tatsachen eine andere Erklärung als die durch somatische Induktion geradezu unmöglich machen, einzig und allein aus diesem Grunde mußte der Ausbau der Engrammlehre unter der Annahme einer somatischen Induktion der Keimzellen erfolgen, nicht aber auf Grund von Deduktion aus irgendeinem Prinzip.

Ich bestreite aber auch, daß umgekehrt für Weismann ein logischer Zwang vorgelegen hat, bei Aufstellung seiner Theorie von der Kontinuität des Keimplasmas die Möglichkeit einer somatischen Induktion der Keimzellen auszuschließen. Freilich deduzierte,

er, wie aus seinen oben (S. 4) zitierten Sätzen hervorgeht, die Nichtvererbbarkeit „erworbener Charaktere“ aus dem von ihm aufgestellten Prinzip. Dies war aber nur durch die Fassung bedingt, die er dem Prinzip gab, hängt jedoch durchaus nicht mit dessen eigentlichem Wesen zusammen[1]).

Um den konservativen Charakter der Vererbung zu erklären, proklamierte Weismann die Unveränderlichkeit der Erbsubstanz, des Keimplasmas. Dies erscheint zunächst sehr einfach und durchschlagend. Weismann war aber gleich selbst genötigt, dies Prinzip zu durchbrechen, da er angesichts zwingender Tatsachen zugeben mußte, daß äußere Einflüsse erbliche Veränderungen hervorzubringen vermögen. Sie bringen, so sagte er (1892 B, S. 608), „solche immer dann hervor, wenn sie imstande sind, Determinanten des Keimplasmas zu verändern“.

Es ist nun aber doch klar, daß die Frage, ob die Befähigung zur Hervorbringung dieser Veränderung des Keimplasmas nur den elementaren Energien der direkten physikalischen und chemischen Reize oder auch ihrem Transformat in Erregungsenergie, den somatischen Erregungen innewohnt, eine rein empirische Frage ist, die mit den theoretischen Vorstellungen nicht im mindesten zusammenhängt, die sich bisher Weismann oder irgendein Anderer von der Beschaffenheit dieser Determinanten (Pangene, Gene, Faktoren, oder wie man sie sonst nennen mag) gemacht hat. Sie betrifft gar nicht das Wesen aller dieser aus ganz anderen Erfahrungstatsachen gebildeten Abstraktionen, sondern ist die Frage der Kraftprobe: sind die Erregungsenergien durchweg zu schwach oder sind sie unter günstigen Umständen kräftig genug, die Determinanten des Keimplasmas zu verändern? Ob man diese Frage bejaht oder verneint, der Kern der Weismann'schen oder irgendeiner anderen Determinanten-, Genotypen- oder Faktorenlehre wird davon nicht getroffen. Und wenn wir diese empirische Frage[2]) auf Grund

[1]) Rignano (1906) hat mit Recht darauf hingewiesen, daß Nussbaum, der durch die Aufstellung seiner Theorie der Kontinuität der Keimzellen (1880) den Anstoß zur Ausbildung der Kontinuitätstheorie gegeben hat, die Vererbung erworbener Charaktere ausdrücklich für möglich erklärt.

[2]) Von neueren Autoren hat wohl nur Reid (1910) versucht, diese Frage vorwiegend deduktiv zu behandeln und dabei von der Verwertung des zu ihrer Lösung vorliegenden experimentellen Tatsachenmaterials fast ganz abzusehen. Wohl kaum ein Biologe, in welchem Lager er auch stehen möge, wird sich mit dieser Methode einverstanden erklären. Bei seinen Deduktionen macht Reid aber auch den grundlegenden Fehler, die Vorfrage nach dem Vorkommen von somatogener Vererbung von der weiteren Frage nach dem Zustandekommen der Anpassungen nicht

zahlreicher Beobachtungs- und experimentellen Tatsachen bejaht haben, so schreiben wir gleichzeitig auf Grund derselben Tatsachen nur somatischen Erregungen von besonderer Stärke und auch diesen nur unter besonderen Umständen die Befähigung zu, das Keimplasma engraphisch zu verändern.

Ob morphogene Erregungen dazu überhaupt die nötige Stärke besitzen, erscheint sehr zweifelhaft. Funktionelle Erregungen bedürfen in der Regel einer außerordentlich häufigen Wiederholung in der Generationsreihe, um manifeste erbliche Veränderungen hervorzubringen. Selbst durch starke äußere Reize ausgelöste Erregungen bewirken wohl nur dann eine sofort nachweisbare somatische Induktion der Keimzellen, wenn ihr Einfall mit einer Periode hinreichender Sensibilisierung der letzteren (sensible Periode) zusammentrifft. Aus dieser außerordentlichen Einschränkung der engraphischen Wirksamkeit der Erregungen erklärt sich in völlig ausreichender Weise die Schwierigkeit, den ererbten Engrammschatz (die „Faktoren") umzugestalten, die relative, aber nicht absolute Unveränderlichkeit des Keimplasmas.

Unter dem Namen „genotypische Konzeption" vertritt neuerdings Johannsen eine Auffassung, die sich in ihrem eigentlichen Kern nicht von der Weismann'schen Keimplasmalehre unterscheidet, sondern sich nur einer anderen Terminologie bedient, manche spekulative Konstruktionen Weismanns beiseite läßt und mit besonderem Nachdruck gewisse Errungenschaften der modernen Variationsforschung, besonders die Früchte des Prinzips der reinen Linien in den Vordergrund stellt.

Die Unveränderlichkeit des Keimplasmas wird in dieser neuen Fassung der Weismann'schen Lehre als „Festheit der genotypischen Konstitutionen" bezeichnet; aber auch Johannsen muß natürlich angesichts der Tatsachen zugeben, daß dieselbe keine absolute ist, daß sie äußeren Einflüssen unter Umständen nicht zu widerstehen vermag, und so läuft auch hier wieder alles auf die rein empirische Frage hinaus, ob nur elementare Energien oder auch Erregungsenergien befähigt sind, die genotypische Konstitution zu verändern.

Dies wird vollkommen von Johannsen verkannt, wenn er die Faktorenlehre und die Annahme einer somatischen Induktion der

---

zu trennen. Nur so kann es geschehen, daß er, im Gegensatze zu Darwin, die somatogene Vererbung zum Zuchtwahlprinzip in einen unversöhnlichen Gegensatz bringt, einen Gegensatz, für den er auch nicht den Schatten eines stichhaltigen Beweises vorzubringen vermag. Alle seine Deduktionen zerfallen zu nichts, sobald man die Wirksamkeit beider Prinzipien anerkennt.

Keimzellen (die er als Überführungslehre, Transmission-Konzeption bezeichnet) einander wie zwei sich gegenseitig ausschließende Standpunkte gegenüberstellt, wie die Standpunkte des kopernikanischen und ptolemäischen Systems: „Dreht sich die Erde um die Sonne oder — wie jedermann sehen kann — geht die Sonne um die Erde?“ (JOHANNSEN, 1911 B, S. 125.) Eine solche Gegenüberstellung erscheint mir unzulässig, denn die Faktorentheorie (deren außerordentlichen methodischen Wert ich natürlich voll anerkenne) befindet sich in keinerlei ausschließendem Gegensatz zu der Möglichkeit einer somatischen Induktion der Keimzellen. Ein solcher Gegensatz ließe sich höchstens dann aufstellen, wenn man annehmen müßte, die somatische Induktion vermöge keine diskontinuierlichen Veränderungen hervorzubringen. Diese Annahme aber ist, wie wir oben (S. 144—149) ausführlich gezeigt haben, von Grund aus unrichtig und beruht auf einer falschen Auffassung der Erregungswirkung und Engrammerzeugung überhaupt.

Und auch noch in einer anderen Beziehung hinkt der eben erwähnte Vergleich JOHANNSENS. Verlassen wir den Standpunkt des Ptolemäus und stellen uns auf den des Kopernikus, so ergibt sich für unser Verständnis der Bewegungsabläufe der Himmelskörper in unserem Planetensystem die denkbar größte Vereinfachung. Alle Komplikationen und Schwierigkeiten lösen sich in einer geradezu wunderbaren Weise. Entspräche nun das kopernikanische System wirklich in der Biologie den Lehrmeinungen JOHANNSENS, und zwar speziell seiner leidenschaftlichen Ablehnung der somatischen Induktion, so müßte man erwarten, daß bei Einnahme dieses Standpunktes eine Verringerung, keinesfalls aber eine Vermehrung der Schwierigkeiten eintreten würde, die das Hauptproblem der organischen Abläufe, das Deszendenzproblem unserm Verständnis darbietet. Gerade das Gegenteil aber ist der Fall. Jeder, der sich mit den Aussagen der Paläontologie und vergleichenden Anatomie, der Ökologie der Tiere und der Pflanzen durch genaueres Studium bekannt gemacht hat, wird ohne Zweifel zugeben, daß es ungeheure Schwierigkeiten macht, die stammesgeschichtliche Ausbildung der zahllosen funktionellen Anpassungen, Korrelationen und Rückbildungen lediglich durch die Wirksamkeit der Auslese unter „Mutationen“ zu erklären, unter Streichung jeder erblichen Wirkung der Funktion, des Gebrauchs wie des Nichtgebrauchs. Es kommt dazu, daß man dann für die stammesgeschichtliche Entwicklung außerordentlich viel größere Zeiträume postulieren müßte, als sie die freigebigste Berechnung der Geologen uns zur Verfügung stellt. Die Schwierig-

keiten wachsen also bei Einnahme dieses Standpunkts ins Ungemessene. Dennoch müßte man sie natürlich in Kauf nehmen, und müßte von jeder Mitwirkung des unermüdlich gleichzeitig an zahllosen Organen wirkenden Faktors: Funktion, bei der Umbildung absehen, wenn Experiment und Beobachtung uns auf diesen Standpunkt drängten. Wenn aber, wie ich gezeigt zu haben glaube, das Gegenteil der Fall ist, wenn die Annahme einer somatischen Induktion mit den von uns festgestellten Einschränkungen auf Grund der experimentellen Tatsachen zulässig und notwendig ist, dann bedeutet dies eine ungeheure Erleichterung für unser Verständnis der stammesgeschichtlichen Dokumente, und die Einnahme des entgegengesetzten Standpunktes fordert nicht gerade zum Vergleich heraus mit der Tat des Kopernikus.

Aus der Gesamtheit der vorliegenden Tatsachen hat sich uns der Schluß ergeben, daß die morphogenen Erregungen wahrscheinlich gar nicht, die funktionellen in der Regel erst nach sehr häufiger Wiederholung, die durch äußere Reize ausgelösten Erregungen unter günstigen Umständen in sofort manifester Weise eine Induktion der Keimzellen herbeizuführen vermögen. Für die Umbildung der Arten kommen also wesentlich nur die beiden letztgenannten Erregungsarten in Frage. Die funktionellen Erregungen wirken dabei im allgemeinen als Erzeuger so minimaler Schritte, daß daraus das Gesamtbild einer kontinuierlichen Veränderung resultieren kann. Die Wirkungen der durch äußere Reize ausgelösten Erregungen können sich dagegen durch größere Schritte, zuweilen durch ansehnliche Sprünge manifestieren. Zwischen diesen verschiedenen Manifestationsweisen bestehen aber nur graduelle Unterschiede, etwa wie zwischen der Bewegungsart des Stunden-, Minuten- und Sekundenzeigers unserer Uhren, und wie dort sind die Veränderungen im Grunde immer diskontinuierlich. Jede engraphische Veränderung stellt sich uns bei schärferer Prüfung als diskontinuierliche Veränderung dar.

Auf die Frage, ob die großen Sprünge oder die kleineren und kleinsten Schritte historisch bei der Umbildung der Arten die Hauptrolle gespielt haben, gibt uns die Paläontologie und vergleichende Morphologie die bestimmte Antwort, daß die Hauptumbildungen fast in allen Fällen nur in Form kleiner und kleinster Schritte, also scheinbar kontinuierlich erfolgt sind, und daß die größeren Sprünge dabei jedenfalls nur eine untergeordnete Rolle gespielt haben. Ich erinnere in dieser Beziehung an unsere Ausführungen über die ganz allmähliche Reduktion der Zehen in den verschiedenen

Säugetierreihen, besonders bei den Huftieren (S. 35), eine Reduktion, die sich nicht als ein sprungweises Verschwinden der einzelnen Zehen, sondern als ein allmähliches Kleinerwerden darstellt, ich erinnere ferner an die allmähliche Umbildung des Nagels zum Huf, die schrittweise Umbildung und Reduktion der Bezahnung in den verschiedenen Wirbeltierreihen, endlich an die allmähliche Reduktion der Augen bei Höhlentieren, die, wie uns die experimentelle Untersuchung des Proteusauges lehrt, keinesfalls durch sprunghaften Ausfall von „Genen“ erfolgt ist. Zu genau demselben Resultat ist auch Osborn gelangt, der dieser Frage seit 23 Jahren ein besonderes Studium gewidmet hat. In seiner letzten Publikation (1912) erklärt er, daß die Paläontologie in einer großen Reihe von ihm namhaft gemachter Fälle „furnishes the most direct evidence of the abnormality of saltations“, und kommt zu dem Schluß, daß die phylogenetischen Umbildungen, wenn immer wir ihre Geschichte verfolgen können, in kleinsten Schritten und nicht in Sprüngen erfolgt sind.

Mit diesen unzweideutigen Zeugnissen der Paläontologie, vergleichenden Morphologie und Ökologie stehen die Ergebnisse der Variationsstatistik und der experimentellen Forschung in vollem Einklang. Zur Erzeugung der größeren Sprünge bedarf es extremer Einwirkungen, und diese, an sich seltener, werden naturgemäß die Organismen entsprechend selten treffen und nur in besonders günstigen Ausnahmefällen auf sie einwirken, ohne sie bis zur Vernichtung zu schädigen. Das oben auf S. 148 wiedergegebene Tower’sche Diagramm zeigt dementsprechend, daß mit der Größe des Sprunges die Seltenheit einer Variation zunimmt. Kleinere erbliche Veränderungen, minimale Schritte treten häufig auf. Der mittelgroße Schritt zu Leptinotarsa melanicum und L. pallida findet sich in einer Häufigkeit von 1 : 1000, der große Sprung zu L. rubrivittata und L. immaculothorax nur in einer Häufigkeit von 1 : 100000. Es ist klar, daß eine erbliche Veränderung um so weniger Aussicht hat, sich neben der Ausgangsform zu behaupten und über sie die Oberhand zu gewinnen, je seltener sie auftritt. Damit stimmen auch die über diesen Punkt angestellten Beobachtungen und Versuche Towers überein, die er in bezug auf die großen sprungförmigen Variationen in dem Satz zusammenfaßt (1906, S. 314): „My experience with these beetles is that they fare badly and, as far I can discover, that they play a minor rôle in the evolution of species.“

Bei vom Menschen in Garten, Stall, Laboratorium geübter Züchtung ist es natürlich leicht, die Sprungvariationen auszulesen,

und auf diese Weise sprunghaft verschiedene Varietäten und Arten herauszuzüchten. Dafür gibt es zahllose Beispiele. In der freien Natur verhält sich dies anders, doch würde es wiederum eine unberechtigte Verallgemeinerung bedeuten, wollte man den zwar selten, doch unablässig auftretenden größeren Sprüngen jede deszendenztheoretische Bedeutung absprechen. Manche aus dem gewöhnlichen Rahmen heraustretende und monströs anmutende natürliche Arten und Gattungen, wie wir sie vereinzelt in allen Klassen des Tier- und Pflanzenreichs, verhältnismäßig zahlreicher unter den Insekten bei den Käfern antreffen, sind wohl sprungförmig als extreme Variationen entstanden[1]). Manche Merkmale von mehr äußerlicher Beschaffenheit wie Färbungsmerkmale, Eigentümlichkeiten der Behaarung, der Befiederung usw., also diejenigen Charaktere, die augenblicklich das Hauptobjekt der experimentellen Genetik bilden, haben sich phylogenetisch wohl im allgemeinen mehr sprungförmig als in kleinen und kleinsten Schritten verändert. Ich kann auf diese Frage hier nicht näher eingehen, sondern fasse unser Hauptresultat nur in den Sätzen zusammen: Sprungvariationen und minimale erbliche Variationen sind nur graduell verschieden, wie es die Bewegungen der verschiedenen Zeiger unserer Uhren sind. Phylogenetisch haben die minimalen Variationen eine unvergleichlich wichtigere Rolle gespielt als die Sprungvariationen.

Zur Frage der Entstehung der erblichen Variationen zurückkehrend möchte ich betonen, daß es mir fernliegt, die Möglichkeit einer Induktion der Keimzellen durch direkt bis zu ihnen durchdringende äußere Reize, also durch elementare Energien in Abrede zu stellen[2]). Die Entscheidung, ob jeweilig eine solche elementarenergetische Induktion oder eine Induktion durch von den Reizen ausgelöste somatische Erregung vorliegt, kann nur von Fall zu Fall gegeben werden. Inwieweit die direkte elementarenergetische Induktion als ein wichtiger Faktor bei der Erzeugung erblicher Veränderungen und damit bei der Umbildung der Arten in Betracht kommt, kann nur durch eine Fortsetzung der experimentellen Untersuchungen entschieden werden. Bis dahin müssen wir uns mit dem im 9. Kapitel geführten Nachweis begnügen, daß viele der auf äußere Einflüsse zurückzuführenden Veränderungen der somatischen

[1]) Unter den lebenden Säugetierarten ist die indische Vierhornantilope Tetraceros quadricornis, wohl mit Sicherheit als eine als Sprungvariation entstandene Naturform aufzufassen.

[2]) Vgl. auch das oben S. 121 über die direkte Keimverderbnis „Blastophthorie“ Gesagte.

Induktion der Keimzellen durch die ausgelösten Erregungen, nicht der direkten Induktion durch den physikalischen oder chemischen Reiz ihre Entstehung verdanken.

Dies sind die Quellen, die das Material zur Umbildung der Arten liefern, das Rohmaterial, an dem dann die Zuchtwahl ihre siebende, das Ungeeignete ausmerzende Tätigkeit ausübt. Der Wirksamkeit der Zuchtwahl ist es zuzuschreiben, daß wir überall nur Ausgelesenes, den Lebensverhältnissen Angepaßtes antreffen. Dabei schafft sie sich aber nicht etwa selbst dieses ihr Rohmaterial, sie vermag von sich aus nicht die Reaktionsnormen zu verändern, was besonders aus ihrer bis zu einem gewissen Grade sichergestellten Wirkungslosigkeit innerhalb der reinen Linien hervorgeht. Da es aber feststeht, daß auch reine Linien bei längerer Andauer der Zucht unter dem Einfluß der stets wechselnden Außenbedingungen sich erblich verändern können und — ich glaube, man kann dies schon heute allgemein behaupten —, sich erblich verändern müssen, so wird eben aus jeder reinen Linie selbst bei strengster Inzucht mit der Zeit wieder eine Population, und innerhalb dieser kann und muß dann wieder die Zuchtwahl ihre Macht entfalten. Der Zuchtwahlgedanke Darwins hat also durch die Ermittlungen der modernen Variationsforschung nichts von seiner Bedeutung eingebüßt. Es ist zu bedauern, daß diese Tatsache in neueren Darstellungen häufig nicht zum Ausdruck kommt.

Daß der Organismus in gewissem Grade auch zu einer aktiven Anpassung an äußere Bedingungen befähigt ist, kann nicht geleugnet werden. Diese sich innerhalb bestimmter Grenzen bewegende direkte Anpassungsfähigkeit erklärt sich in einem Teil der Fälle aus der Wirkung der Funktion, zum andern Teil, wie ich in einer späteren Fortsetzung der *Mneme* darlegen werde, aus der Beschaffenheit seines ererbten Engrammschatzes. Soweit nun der Organismus sich direkt anzupassen imstande ist, soweit vermag er auch diese direkten Anpassungen unter günstigen Umständen auf seine Nachkommen zu vererben. Die Wirkung der Funktion, die dadurch bedingten Anpassungen, die Notwendigkeit einer sehr häufigen Wiederholung in der Generationsreihe und deshalb sehr großer Zeiträume haben wir an verschiedenen Stellen unserer obigen Ausführungen behandelt. Für direkte Anpassung an neue Bedingungen durch Zurückgreifen auf atavistische Potenzen, auf alte, gewöhnlich unbenutzte, aber immer noch vorhandene Fähigkeiten und eine Vererbung dieser Auffrischung kann die Aufgabe der Neotenie beim Axolotl (S. 83), die Rückkehr zum gewöhnlichen Brutinstinkt der Anuren nebst

Wiederausbildung der verloren gegangenen Hilfsorgane für die Umklammerung im Wasser (Brunstschwielen) bei der Geburtshelferkröte (S. 88) als Beispiel dienen. Diese direkte Anpassungsfähigkeit ist aber nur eine sehr bedingte, und sie versagt vollständig, wenn man sie zur Erklärung der sogenannten passiven Anpassungen heranziehen will, die sich allein durch natürliche Zuchtwahl erklären lassen. Die Verquickung der Auffassung Lamarcks vom Zustandekommen der Anpassungen, die neben einigem Richtigem so viel Falsches enthält mit seiner wohlbegründeten, jetzt experimentell voll bewiesenen und dabei auf ihr rechtes Maß zurückgeführten Annahme einer somatogenen Vererbung, die Zusammenfassung dieser beiden verschiedenartigen und verschiedenwertigen Bestandteile als Lamarck'sches Prinzip ist deshalb zu verwerfen, und die Benutzung dieses Ausdruckes sollte als Quelle fortgesetzter Unklarheit durchaus vermieden werden. Die Fehler in den Deduktionen Reids, auf die wir oben (S. 177 Anm.) hingewiesen haben, sind zum großen Teile Folgen gerade dieser Vermengung.

Das vorgelegte ausgedehnte Tatsachenmaterial hat uns das Vorkommen von somatogener Vererbung gelehrt, es hat uns aber auch über das häufige Ausbleiben einer solchen Vererbung unterrichtet und gezeigt, daß das jeweilige Resultat von folgenden drei Variabeln abhängt: 1. von der Natur, Stärke und Wiederholung der induzierenden Erregungen, 2. von der allgemeinen Beschaffenheit des ihren Einwirkungen unterworfenen Organismus, 3. von dem jeweiligen Zustande seiner Keimzellen (sensible Periode derselben). Je tiefer wir in das Ineinandergreifen dieser drei bestimmenden Faktoren eindringen werden, um so mehr wird das, was uns jetzt als Launenhaftigkeit im Auftreten erblicher Veränderungen erscheint, sich als Ausfluß strenger Gesetzmäßigkeit erweisen. Hier ist noch ein weites Feld für die Weiterarbeit der induktiven, besonders der experimentellen Forschung, und an dieser Weiterarbeit wird notwendigerweise die experimentelle Pathologie einen viel stärkeren Anteil zu nehmen haben, als sie es bisher seit der Abschreckung durch die völlig im Banne Weismanns stehenden Argumentationen des pathologischen Anatomen E. Ziegler (1886, 1889) getan hat. An dieser Weiterarbeit haben Botanik und Zoologie, Medizin und Psychologie, haben Theorie und Praxis das gleiche Interesse.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

O. Abel, Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart 1912.

M. A. Barber, On Heredity in certain Microorganisms. Kansas University Science Bull. 4, 1907.

W. Bateson, Materials for the Study of Variation. London 1894.

E. Baur, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin 1911.

— Besprechung zweier Arbeiten Semons in Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. 6. Bd. 4. Heft, S. 244—247, 1912.

L. Blaringhem, Mutation et Traumatismes. Bull. scientifique de la France et de la Belgique. Paris 1907.

— Production d'une variété nouvelle d'épinards, Spinacia oleracea var. polygama. Compt. rend. Acad. sc. Paris, 147, 1908.

— Production par traumatisme d'une forme nouvelle de maïs à feuilles crispées. Compt. Rend. Acad. des Sc. Paris, 152, 17, 1911.

R. Bonnet, Über Vererbung von Verstümmelungen. Beiträge zur Anthropologie und Urgeschichte Bayerns. Verhandlg. v. 3. Nov. 1888. VIII. Bd., 1889.

G. Bonnier, Cultures expérimentales dans les Alpes et les Pyrenées. Revue génerale de Botanique, II, 1890.

— Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au Climat alpin. Annales scienc. nat., Botanique, 7. série, 1894.

— Recherches sur l'Anatomie expérimentale des Végétaux. Corbeil 1895.

— Comptes rendus, Bd. 129, 1899.

E. Bordage, A propos de l'hérédité des caractères acquis. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, 7. Série, T. 54. Paris 1910.

J. Ritzema Bos, Zur Frage der Vererbung von Traumatismen. Biol. Centralbl., 11. Bd., 1891.

H. Braus, Vordere Extremität und Operculum bei Bombinatorlarven. Morph. Jahrb., 35. Bd., 1906. Auch abgedruckt in Experimentelle Beiträge zur Morphologie, 1. Bd., 1906.

Brown-Séquard, Nouvelles recherches sur l'épilepsie due à certaines lésions de la moelle épinière et des nerfs rachidiens. Archives de physiol. normale et pathol., Vol. I, 1868; Vol. II, 1869. (Diese Arbeiten enthalten auch Hinweise auf zahlreiche frühere Arbeiten des Verfassers vom Jahre 1850 an.) Remarques sur l'épilepsie causée par la section du nerf sciatique chez les cobayes. Ebenda, Vol. III, 1870. Quelques faits nouveaux relatifs à l'épilepsie qu'on observe à la suite de divers lésions du système nerveux, chez les cobayes. Ebenda, Vol. IV, 1872. On the hereditary transmission of effects of certain injures to the nervous System. Lancet 1875. Faits nouveaux établissants l'extrême fréquence de la transmission, par hérédité, d'états organiques morbides, produits accidentellement chez des

ascendants. Compt. rendus de l'Acad. des Sciences. T. XCIV, Nr. 11, 1882. Hérédité d'une affection due à une cause accidentelle. Faits et argument contre l'explication et les critiques de WEISMANN. Archiv. de physiol. norm. et pathol. 1892. — Eine vollständige Liste der einschlägigen Publikationen von BROWN-SÉQUARD (23 an der Zahl) findet man bei MACIESZA und WRZOSEK 1911 A.

A. BURK, Mutation bei einem der Coligruppe verwandten Bakterium. Archiv f. Hygiene 65, 1908.

R. BURRI, Über scheinbare Neuerwerbung eines bestimmten Gärvermögens durch Bakterien der Coligruppe. Zentralbl. f. Bakteriologie 28, II. Abt., 1910.

H. v. BUTTEL-REEPEN, Die phylogenetische Entstehung des Bienenstaates. Biol. Centralbl., 23. Bd. 1903, sowie separat Leipzig 1903.

A. CHARRIN et G. DELAMARE, Procédé capable de s'opposer à la transmission aux rejetons des tares viscérales maternelles. C. R. Soc. biol. Paris, T. 58, 1906.

W. E. CASTLE, The Origin of a Polydactylous Race of Guinea-Pigs. Carnegie Inst. Publ. Nr. 49, 1906.

— The Nature of Unit Characters. The Harvey Lectures, delivered under the Auspices of the Harvey Society of New York, 1911.

W. E. CASTLE and JOHN C. PHILLIPS, A successful Ovarian Transplantation in the Guinea Pig and its bearing on Problems of Genetics. Science, N. S. Vol. 30, 1909.

M. v. CHAUVIN, Über die Verwandlungsfähigkeit des mexikanischen Axolotl. Zeitschr. f. wiss. Zool., 41. Bd., 1885.

A. CIESLAR, Die Zuchtwahl in der Forstwirtschaft. Centralbl. f. d. ges. Forstwesen. 1890.

— Die Erblichkeit des Zuwachsvermögens bei Waldbäumen. Centralbl. f. d. ges. Forstwesen, 1895.

— Neues aus dem Gebiet der forstlichen Zuchtwahl. Centralbl. f. d. ges. Forstwesen, 1899.

E. D. CONGDON, The surroundings of the germ plasm, III. The internal temperature of warm-blooded animals (Mus decumanus, M. musculus, Myoxus glis) in artificial climates. Archiv f. Entwicklungsmechanik, 33. Bd., 1912.

E. D. COPE, The origin of the fittest. New York 1887.

— The mechanical causes of the development of the hard parts of the Mammalia. Journ. of Morphology, 1889.

— The primary Factors of Organic Evolution. Chicago 1896.

L. CUÉNOT, La Genèse des espèces animales. Paris 1911.

J. T. CUNNINGHAM, An experiment concerning the Absence of Colour from the lower Sides of Flatfishes. Zool. Anzeiger, 14. Bd., 1891.

— The Evolution of Flat-fishes. Nat. Science, I, 1892; II, 1895.

— The Origin of Species among Flat-fishes. Nat. Science, T. 6, 1895.

A. D. DARBISHIRE, An experimental Estimation of the Theory of Ancestral Constitution in Heredity. Proc. Royal Soc. B., Vol. 81, 1909.

CHARLES DARWIN, Two Essays written in 1842 and 1844. Herausgegeb. 1909 von FRANCIS DARWIN als „Foundations of the Origin of Species“. Deutsche Übersetzung: Die Fundamente zu CHARLES DARWINS Entstehung der Arten. Leipzig 1910.

— On the Origin of Species. London 1859.

CHARLES DARWIN, The Variation of Animals and Plants under Domestication, 1868. 2. engl. Aufl. 1875.

FRANCIS DARWIN, President's Adress. British Association for the Advancement of Science, 1908.

C. B. DAVENPORT, Inheritance in Poultry. Publ. Carnegie Institution, No. 52. Washington 1907.

— The Imperfection of Dominance and some of its Consequences. Amer. Naturalist., Vol. 44, 1910.

— The Transplantation of Ovaries in Chickens. Journ. of Morphology, Vol. 22, 1911.

Y. DELAGE, L'Hérédité et les grands Problèmes de la Biologie Générale. Paris, 2. Aufl., 1903.

Y. DELAGE und M. GOLDSMITH, Die Entwicklungstheorien. Leipzig 1911.

C. DETTO, Die Theorie der direkten Anpassung. Jena 1904.

FR. DOFLEIN, Die Augen der Tiefseekrabben. Biol. Centralbl., 23. Bd., 1903.

— Brachyura. Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen Tiefsee-Expedition auf dem Dampfer Valdivia. Bd. VI, Jena 1904.

G. DORFMEISTER, Über die Einwirkung verschiedener während der Entwicklungsperiode angewandter Wärmegrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge. Mitt. d. naturw. Vereins f. Steiermark. Graz 1864.

— Über den Einfluß der Temperatur bei der Erzeugung der Schmetterlingsvarietäten. Ebenda 1879 (Separat. Graz 1880).

E. DUPUY, Gazette médicale de Paris, No. 33, 1875.

— Bullet. scientifique de la France et de la Belgique, Vol. III, 1890.

TH. W. ENGELMANN, Vererbung künstlich erzeugter Farbenänderungen bei Oscillatorien. Nach Versuchen von Herrn N. GAIDUKOV. Arch. f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abt. 1903.

L. ERRERA, Hérédité d'un caractère acquis chez un champignon pluricellulaire d'après les expériences de M. Dr. HUNGER. Bull. de l'Acad. roy. Belg., 1899.

K. ESCHERICH, Die Termiten. Leipzig 1909.

FERRONIÈRE, Études biologiques sur la forme supralittorale de la Loire-Inférieure. 1901.

H. FEDERLEY, Lepidopterologische Temperaturexperimente mit besonderer Berücksichtigung der Flügelschuppen. Festschrift für PALMÉN. Helsingfors 1905.

A. M. FIELDE, Observations on the Progeny of virgin Ants. Biol. Bull., Vol. IX, Nr. 6, 1905.

E. FISCHER, Transmutation der Schmetterlinge infolge Temperaturänderungen. Experimentelle Untersuchungen über die Phylogenie der Vanessen. Berlin 1894.

— Neue experimentelle Untersuchungen und Betrachtungen über das Wesen und die Ursachen der Aberrationen in der Faltergruppe Vanessa. Berlin 1896.

— Beiträge zur experimentellen Lepidopterologie. Allg. Zeitschr. f. Entomol., 1897, 1898, 1899, 1900.

— Lepidopterologische Experimentalforschungen. Allg. Zeitschr. f. Entomologie, 6. Bd., 1901 A.

— Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allg. Zeitschr. f. Entom., 6. Bd., 1901 B.

— Weitere Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allg. Zeitschr. f. Entom., 7. Bd., 1902.

E. Fischer, Zur Physiologie der Aberrationen- und Varietätenbildung der Schmetterlinge. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol., 4. Jg., 1907.

A. Forel, Les fourmis de la Suisse. Neue Denkschriften d. allg. Schweiz. Ges. f. d. ges. Naturwissenschaften. 26. Bd., 1874.

— Hygiene der Nerven und des Geistes. Stuttgart 1903 (3. Aufl. 1908).

— Das Sinnesleben der Insekten. München 1910.

C. Fruwirth, Die Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Bd. I. Allg. Züchtungslehre, 2. Aufl., Berlin 1905.

M. Fürbringer, Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. II. Allgemeiner Teil, S. 922—925, 1888.

— Gegenbaur-Fürbringers Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 1. Bd., S. 168, 1909.

C. S. Gager, Effects of the Rays of Radium on Plants. Mem. N. Y. Bot. Gaz. Vol. 4, 1908.

N. Gaidukov, Über Einfluß farbigen Lichtes auf die Färbung der Oscillarineen. Abhandlg. der Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1902.

M. Gegenbaur, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 5. Aufl., S. 92, 1892.

— Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 1. Bd., S. 11, 1898.

A. Giard, Le Principe de Lamarck et l'Hérédité des Modifications somatiques. Revue scientifique 1898 (wieder abgedruckt in Controverses transformistes, Paris, Masson et Co.).

Gley und Charrin, Influences héréditaires expérimentales. Archives de Physiologie, 1893, 1894.

K. Goebel, Über Studium und Auffassung der Anpassungserscheinungen bei Pflanzen. Akademische Festrede. München 1898.

R. Goldschmidt, Einführung in die Vererbungswissenschaft. Leipzig 1911.

C. C. Guthrie, Further Results of Transplantation of Ovaries in Chickens. Journ. Exp. Zool., Vol. 5, 1908.

— Guinea pig Graft-hybrids. Science N. S. 30, 1909.

— On Evidence of Soma Influence on Offspring from Engrafted Ovarian Tissue. Science, 1911.

E. Haeckel, Generelle Morphologie. 2. Bd., 1866. Im Auszuge neu aufgelegt als Prinzipien der generellen Morphologie. S. 241. Berlin 1906.

— Zur Phylogenie der australischen Fauna. Semons zoologische Forschungsreisen in Australien und dem malaiischen Archipel, 1. Bd., 1. Lief., Jena 1893.

V. Hammerschlag, Zuchtversuche mit japanischen Tanzmäusen und europäischen Laufmäusen. Arch. f. Entwicklungsmech., 33. Bd., 1912.

D. v. Hansemann, Deszendenz und Pathologie. Berlin 1909.

E. Chr. Hansen, Neue Untersuchungen über die Sporenbildung bei Saccharomyceten. Centralbl. f. Bakt., Bd. V, 1899.

— Oberhefe und Unterhefe. Zentralbl. f. Bakt., II., Abt. 18, 1907.

G. Henslow, The Origin of Plant Structures by Self-Adaptation to the Environment. Internat. Scient. Series, Vol. 77, 1895.

— The Heredity of acquired Characters in Plants. London 1908.

O. Hertwig, Die Zelle und die Gewebe. 2. Buch. Allgemeine Anatomie und Physiologie der Gewebe. Jena 1898. Dritte Auflage unter dem Titel: Allgemeine Biologie. Jena 1909.

E. Hewitt, Journal of Horticulture, 1862, S. 773, 1863, S. 39.

HOFFMANN, Kulturversuche über Variation. Bot. Zeitung, 1887 (Bot. Centralbl., 31. Bd., S. 37, 1887).

H. S. JENNINGS, Heredity, Variation and Evolution in Protozoa. I. Journal of Experimental Zoology, Vol. 5, 1908. II. Proc. Amer. Philosoph. Soc., Vol. 47, 1908.

— Heredity and Variation in the simplest Organisms. Amer. Natur., Vol. 43, 1909.

— Experimental Evidence on the Effectiveness of Selection. Amer. Natur., Vol. 44, 1910 A.

— Characteristics of the Diverse Races of Paramaecium. Journ. of Morphology, Vol. 21, 1910 B.

— Pure Lines in the Study of Genetics in lower Organisms. Amer. Naturalist, Vol. 45, 1911.

W. JOHANNSEN, Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Jena 1909.

— The Genotype Conception of Heredity. Amer. Naturalist, Vol. 45, 1911 A.

— Erblichkeitsforschung. Fortschritte der naturwissenschaftlichen Forschung, 3. Bd., Berlin u. Wien, 1911 B.

P. KAMMERER, Beitrag zur Erkenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse von Salamandra atra und maculosa. Arch. f. Entwicklungsmech., 17. Bd., 1904.

— Experimentelle Veränderung der Fortpflanzungstätigkeit bei Geburtshelferkröte (Alytes obstetricans) und Laubfrosch (Hyla arborea). Arch. f. Entwicklungsmechanik, 22. Bd., 1906.

— Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. 1. u. 2. Mitteilung. Die Nachkommen der spätgeborenen Salamandra maculosa und der frühgeborenen Salamandra atra. Arch. f. Entwicklungsmech., 25. Bd., 1907.

— Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. 3. Mitteilung. Die Nachkommen der nicht brutpflegenden Alytes obstetricans. Arch. f. Entwicklungsmech., 28. Bd., 1909 A.

— Vererbung künstlicher Farbenveränderungen. Die Umschau, 13. Jg., 11. Dez. 1909 B.

— Vererbung erzwungener Farb- und Fortpflanzungsveränderungen. Natur, H. 6, 1910 A.

— Vererbung erzwungener Farbveränderungen. I. u. II. Mitteilung: Induktion von weiblichem Dimorphismus bei Lacerta muralis, von männlichem Dimorphismus bei Lacerta fiumana. Arch. f. Entwicklungsmech., 29. Bd., 1910 B.

— Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften durch planmäßige Züchtung. 12. Flugschrift der deutschen Gesellschaft für Züchtungskunde. Berlin 1910 C.

— Zuchtversuche zur Abstammungslehre. In dem Sammelwerk: Die Abstammungslehre. Jena 1911 A.

— Vererbung künstlicher Zeugungs- und Farbenveränderungen. Die Umschau, 1911 B.

— Direkt induzierte Farbenanpassungen und deren Vererbung. Zeitschrift f. induktive Abstammungs- u. Vererbungslehre, 4. Bd., 1911 C.

— MENDEL'sche Regeln und Vererbung erworbener Eigenschaften. Verhandl. d. naturf. Vereins in Brünn, 49. Bd. (Mendelfestband). 1911 D.

— Experimente über Fortpflanzung, Farbe, Augen und Körperreduktion bei Proteus anguinus Laur. (III. Mitteilung über Vererbung erzwungener Farbveränderungen). Arch. f. Entwicklungsmech., 33. Bd., 1912.

P. Kapterew, Experimentaluntersuchungen über die Frage vom Einflusse der Dunkelheit auf die Gefühlsorgane der Daphnien. Biol. Centralbl., 30. Bd., Nr. 7, 1910.

— Über den Einfluß der Dunkelheit auf das Daphnienauge. Biolog. Centralbl., 32. Bd., 1912.

M. Kassowitz, Allgemeine Biologie. 2. Bd.: Vererbung und Entwicklung. Wien 1899.

Helen Keller, The Story of my Life. New York 1903.

V. L. Kellog and R. G. Bell, Variations induced in larval, pupal and imaginal stages of Bombyx mori by controlled varying food supply. Science, T. 18, 1903.

H. Klebahn, Die wirtwechselnden Rostpilze. Berlin 1904.

G. Klebs, Über künstliche Metamorphosen. Abhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Halle, 25. Bd., 1906.

— Über die Nachkommen künstlich veränderter Blüten von Sempervivum. Sitzungsber. d. Heidelberger Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., 5. Abhandl., Jahrg. 1909.

A. Kowalenko, Studien über die sogenannten Mutationserscheinungen bei Bakterien unter besonderer Berücksichtigung der Einzelkultur. Zeitschr. f. Hygiene, 66, 1910.

Prince P. Kropotkin, The direct Action of Environment in Plants. The nineteenth Century, July 1910.

— The Response of the Animals to their Environment. The nineteenth Century, Nov., Dec. 1910.

— The Inheritance of acquired Characters. The nineteenth Century, March 1912.

W. Kükenthal, Vergleichend anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Sirenen. Semons Zoologische Forschungsreisen in Australien, 4. Bd., 1. Lief., Jena 1897.

Jean Lamarck, Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. Introduction, 1805 (2. Aufl., 1835).

A. Lang, Über Vererbungsversuche. Verhandlungen d. deutschen zool. Gesellsch. auf d. 19. Jahresvers. zu Frankfurt 1909. Leipzig 1909.

W. Leche, Ein Fall von Vererbung erworbener Eigenschaften. Biol. Centralbl. 22, 1902.

H. O. Lenz, Schlangen und Schlangenfeinde. Der Schlangenkunde zweite sehr veränderte Auflage. Gotha 1870.

P. Lesage, Recherches expérimentales sur les modifications des feuilles chez les plantes maritimes. Revue générale de Botanique, 2. Bd., 1890.

M. v. Linden, Der Einfluß des Stoffwechsels der Schmetterlingspuppe auf die Flügelfärbung und Zeichnung des Falters. Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol., 1. Jg., 1904.

D. Lidforss, Studier öfver Artbildningen inom Släket Rubus. Arkiv för Botanik, Bd. 4, 1905, Bd. 6, 1907.

J. S. Lotsy, Vorlesungen über Deszendenztheorien. Mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage. Jena, Erster Teil 1906, Zweiter Teil 1908.

D. T. Mac Dougal, Mutants and Hybrids of the Oenothera, Carnegie Inst. Publ. No. 24. Washington 1905.

— Heredity and the Origin of Species. Chicago 1905.

D. T. Mac Dougal, The Induction of new Species. Science N. S., V. 23. 1906.
— Discontinuous Variation in Pedigree Cultures. Pop. Sc. 69, 1906.
— Mutations, Variations and Relationship of the Oenothera. Carnegie Inst. Publ. No. 81. Washington 1907.
— Induction of Mutations. Carnegie Publ. 81, 1907.
— Heredity and Environic Forces. Science, N. S. 27, 1908.
— The Direct Influence of Environment. Fifty Years of Darwinism, 1909.
— Organic Response. Science, N. S. 33, 1911 A.
— Alterations in Heredity induced by ovarial Treatment. Bot. Gazette, Vol. 51, 1911 B.

A. Maciesza und A. Wrzosek, Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung der durch Ischiadicusverletzung hervorgerufenen Brown-Séquardschen Meerschweinchen-Epilepsie. Arch. f. Rassen- und Gesellschaftsbiol. 1911 A.
— Experimente und Beobachtungen, welche beweisen, daß die durch Verletzung des Nervus ischiadicus hervorgerufenen Verunstaltungen der hinteren Extremitäten bei Meerschweinchen und weißen Mäusen auf die Nachkommen nicht vererbt werden. Archiv f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. 1911 B.

W Magnus, Norsk magazin for laegevidenskaben, Nr. 9, 1907.

F. Martius, Pathogenese innerer Krankheiten. 4. H. Das pathogenetische Vererbungsproblem. Leipzig und Wien 1909.

R. Massini, Über einen in biologischer Beziehung interessanten Colistamm. Arch. f. Hygiene, 61, 1907.

F. Merrifield, Systematic Temperature Experiments on some Lepidoptera in all Stages. Transact. Entomol. Soc., London 1890.
— Weitere Arbeiten. Ebenda, 1891, 1892, 1893, 1894.
— Recent examples of the Effect on Lepidoptera of extreme Temperature applied in the Pupal Stage. Proceedings of the South London entomolog. and nat. hist. Soc., 1897.

Th. H. Montgomery, The Analysis of Racial Descent in Animals. New York 1906.

C. Lloyd Morgan, Habit and Instinct. London 1896 (Instinkt und Gewohnheit. Leipzig und Berlin 1909).

T. H. Morgan, Evolution and Adaptation. New York 1903.
— Cross- and Self-Fertilization in Ciona intestinalis. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 30, 1910.
— The Origin of Nine-Wing Mutations in Drosophila. Science, N. S. Vol. 33, 1911.

J. Morgenroth, Die Vererbungsfrage in der Immunitätslehre. Handbuch der pathogenen Mikroorganismen, 4. Bd., I. Teil, Jena 1904.

Moussu, Die Vererbung von auf operativem Wege ausgeführten Laesionen. Wochenschr. f. Tierheilkunde und Viehzucht, 47. Jahrg., 1903

M. Nussbaum, Die Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. Arch. f. mikr. Anat., 18. Bd., 1880.

H. Obersteiner, Zur Kenntnis einiger Hereditätsgesetze. Wiener med. Jahrb., Jahrg. 1875.
— Zur Frage der hereditären Übertragbarkeit akquirierter pathologischer Zustände. Neurol. Centralbl., 19. Bd., 1900.

H. F. Osborn, The Evolution of Mammalian Molar to and from the tritubercular Type. American Naturalist, 1888.

H. F. Osborn, The palaeontological Evidence for the Transmission of acquired Characters. Nature 1889 und American Naturalist, 1889.

— Are acquired Characters inherited? American Naturalist, 1891.

— Alte und neue Probleme der Phylogenese. Merkel und Bonnets Ergebnisse der Anatomie, III, 1893.

— The continuous Origin of certain Unit Characters as observed by a Paleontologist. Amer. Naturalist, 46. Bd., 1912.

G. Papanicolau, Über die Bedingungen der sexuellen Differenzierung bei Daphniden. Biolog. Centralbl., 30. Bd., 1910.

F. Payne, Forty nine Generations in the Dark. Biol. Bull., Vol. 18, Nr. 4, March 1910.

— Drosophila ampelophila bred in the Dark for sixty-nine Generations. Biol. Bull. Vol. 21, 1911.

W. Pfeffer, Die periodischen Bewegungen der Blattorgane. Leipzig 1875.

— Pflanzenphysiologie. 2. Aufl., 2. Bd., Leipzig 1904.

— Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane. Abhandl. d. math.-phys. Kl. d. kgl. sächs. Ges. d. Wissensch., 30. Bd., 1907.

— Die Entstehung der Schlafbewegungen bei Pflanzen. Biolog. Centralbl., 28. Bd., 1908.

— Der Einfluß von mechanischer Hemmung und von Belastung auf die Schlafbewegungen. Abhandl. der math.-phys. Klasse der kgl. sächs. Ges. der Wissensch., 32. Bd., Leipzig 1911.

E. Pflüger, Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Teilung der Zellen und die Entwicklung des Embryo. Pflügers Arch., Bd. 32, S. 68, 1883.

A. Pictet, Influence de l'alimentation et de l'humidité sur la variation des papillons. Mém. de la Soc. de Physique et d'Hist. nat. de Genève, V. 35, 1905.

— Les diapauses embryonaires, larvaires et nymphales chez les Insectes lépidoptères. Bull. Soc. lépidopt. de Genève, 1906.

— Adaptation d'un lépidoptère à un nouveau régime alimentaire. Arch. scienc. phys. et nat. Genève, 28. Bd., 1909.

— Quelques exemples de l'hérédité des charatères acquis. Verh. Schweiz. nat. Ges., Bd. 1, 1910.

— Un nouveau exemple de l'hérédité des charactères acquis. Arch. scienc. phys. et nat., 31. Bd., 1911.

L. Plate, Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. 2. Auflage, Leipzig 1903; 3. Auflage, 1908.

v. Proskowetz, Mitt. des Vereines zur Förderung des landwirtschaftlichen Versuchswesens in Österreich, S. 53, 1893.

H. Przibram, Versuche an Hitzeratten. Verhandl. der Ges. deutscher Naturf. u. Ärzte, Versammlung Salzburg, 1909 A.

— Aufzucht, Farbwechsel und Regeneration der Gottesanbeterin (Mantidae). III. Arch. f. Entwicklungsmech., 28. Bd., 1909 B.

— Experimentelle Zoologie. 3. Phylogenese. Leipzig u. Wien 1910.

— Die Umwelt des Keimplasmas. I. Das Arbeitsprogramm. Arch. f. Entwicklungsmech., 33. Bd., 1912.

J. Ray, Variations des Champignons inférieurs, sous l'influence du milieu. Revue générale de Botanique, T. 9, 1897.

H. Reichenbach, Über Parthenogenese bei Ameisen. Biol. Centralbl., 22. Bd., 1906.

G. A. Reid, The Laws of Heredity. London 1910.

H. Ribbert, Über Vererbung. Deutsche medizinische Wochenschrift, 37. Jahrg., 1911.

E. Rignano, Sur la transmissibilité des caractères acquis. Paris 1906. Deutsche Übersetzung, Leipzig 1907.

G. J. Romanes, Darwin and after Darwin. 3 vols. London 1892—97. Der zweite Band, deutsch von B. Nöldecke, enthält S. 119—141 die Nachprüfung der Brown-Séquard'schen Experimente. Leipzig 1895.

J. Rosenthal, Zusatz zur Mitteilung des Herrn Ritzema Bos. Biol. Centralbl., 11. Bd., 1891.

M. Roth, Der angeborene Defekt des Präputium. Historische Notiz zur Lehre von der Vererbung. Korrespondenzbl. der Schweiz. Ärzte, 14. Jahrg., 1888.

W. Roux, Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881.

— Weitere Bemerkungen über Psychomorphologie und Entwicklungsmechanik. Archiv f. Entwicklungsmech., 26. Bd., 1908.

— Über die bei der Vererbung blastogener und somatogener Eigenschaften anzunehmenden Vorgänge. Verhandl. des naturforschenden Vereins zu Brünn, 49. Bd. (Mendelfestband), Brünn 1911.

J. Schiller, Vorversuche zu der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. Arch. f. Entwicklungsmech., 34. Bd., 1912.

R. Schneider, Der unterirdische Gammarus von Clausthal. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch., Berlin 1885.

— Ein bleicher Asellus in den Gruben von Freiberg im Erzgebirge. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch., Berlin 1887.

Chr. Schröder, Die Zeichnungsvariabilität von Abraxas grossulariata. Allg. Zeitschr. f. Entomol., 8. Bd., 1903 A.

— Über experimentell erzeugte Instinktvariationen. Verhandl. d. Zool. Ges. Leipzig 1903 B.

F. C. Schübeler, Die Kulturpflanzen Norwegens. Christiania 1862.

— Die Pflanzenwelt Norwegens. Christiania 1873.

— Viridarium Norwegicum. Christiania 1885 (in norwegischer Sprache, Referat in deutscher Sprache im Biol. Centralbl., 1886).

H. Schülke, Die Zucht roter Posthornschnecken von schwarzen Stammeltern. Blätter f. Aquarien- und Terrarienkunde, 17. Jahrg., H. 11, 1906.

W. B. Scott, On Variations and Mutations. Amer. Journ. Science (3), Vol. 48, 1894.

S. Šečerov, Die Umwelt des Keimplasmas. II. Der Lichtgenuß im Salamandra-Körper. Arch f. Entwicklungsmech., 33. Bd., 1912.

R. Semon, Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. Leipzig 1904 (3. Aufl., 1911).

— Über die Erblichkeit der Tagesperiode. Biol. Centralbl., 25. Bd., 1905.

— Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften. Arch. f. Rassen- und Gesellschaftsbiol., 4. Jahrg., 1907 A.

— Kritik und Antikritik der *Mneme*. Arch. f. Rassen- und Gesellschaftsbiol., 4. Jahrg., 1907 B.

R. Semon, Hat der Rhythmus der Tageszeiten bei Pflanzen erbliche Eindrücke hinterlassen? Biol. Centralbl., 28. Bd., 1908.

— Die mnemischen Empfindungen. Erste Fortsetzung der *Mneme*. Leipzig 1909.

— Der Reizbegriff. Biol. Centralbl., 30. Bd., 1910.

— Der Stand der Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften. Fortschritte d. naturw. Forschung, 2. Bd., Berlin u. Wien 1911 A.

— Die somatogene Vererbung im Lichte der Bastard- und Variationsforschung. Verhandl. d. naturw. Vereins Brünn, 49. Bd. (Mendelfestband), 1911 B.

S. G. Shattock, Lamarckism and Callosities. Proceed. R. Soc. of Med. Vol. IV, 1911.

M. Sommer, Die Brown-Séquard'sche Meerschweinchenepilepsie und ihre erbliche Übertragung auf die Nachkommen. Zieglers Beiträge z. pathol. Anat. u. allgem. Pathol., 27. Bd., 1900.

H. Spencer, The Inadequacy of „Natural Selection". Contemporary Review, 1893 A

— A Rejoindre to Professor Weismann. Contemporary Review, 1893 B.

— Weismannism once more. Contemporary Review, 1904.

M. Standfuss, Handbuch für Sammler der europäischen Großschmetterlinge. Guben 1891.

— Über die Gründe der Variation und Aberration des Falterstadiums bei den Schmetterlingen mit Ausblicken auf die Entstehung der Arten. Leipzig 1894.

— Weitere Mitteilungen über den Einfluß extremer Temperaturen auf Schmetterlingspuppen. Entomol. Zeitschr., 1895.

— Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge. Jena 1896.

— Experimentelle zool. Studien mit Lepidopteren. Neue Denkschriften d. allg. schweiz. Gesellsch. f. d. ges. Naturw., Bd. 36, 1898.

— Gesamtbild der bis Ende 1898 an Lepidopteren vorgenommenen Temperatur- und Hybridisationsexperimente. Insektenbörse, 11. Jahrg., 1899.

L. William Stern, Helen Keller. Die Entwicklung und Erziehung einer Taubstummblinden. Berlin 1905.

R. Stoppel, Über den Einfluß des Lichtes auf das Öffnen und Schließen einiger Blüten. Zeitschrift f. Botanik, 2. Jahrg., Jena 1910.

R. Stoppel und H. Kniep, Weitere Untersuchungen über das Öffnen und Schließen der Blüten. Zeitschrift f. Botanik. Jena 1911.

F. B. Sumner, Some effects of external conditions upon the white mouse. Journ. of experimental Zoology, Vol. 7, 1909.

— The reappearance in the offspring of artificially produced parental modifications. American Naturalist, Bd. 44, Jan. 1910 A

— An experimental Study of Somatic Modifications and their Reappearance in the Offspring. Arch. f. Entwicklungsmechanik, 30. Bd., II. Teil, 1910 B.

— Some Effects of Temperature upon growing Mice. Amer. Naturalist V, 1911.

J. A. Thomson, Heredity. London 1908.

G. Tornier, Experimentelle Ergebnisse über angeborene Bauchwassersucht . . ., Vererbung von Pathologischem usw. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin, 1904.

— Experimentelles und Kritisches über tierische Regeneration. Teil 6—10. Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin, 1906.

G. Tornier, Gibt es bei Wiederkäuern und Pferden einen Zehenatavismus? Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin, 1908.

W. L. Tower, An Investigation of Evolution in chrysomelid beetles of the Genus Leptinotarsa. Carnegie Institution, Publication No. 48. Washington 1906.

A. Viré, La faune souterraine de France. Paris 1900.

H. de Vries, Die Mutationstheorie. Leipzig 1901.

— Arten und Varietäten. Berlin 1906.

A. v. Weinberg, Das Vollblutpferd als Produkt systematischer Zuchtwahl. 42. Bericht der Senckenbergischen Naturf. Gesellschaft, Frankfurt a. M. 1911. (Auszug dieser Arbeit in Umschau, 15. Jahrg., Nr. 29, 1911.)

A. Weismann, Über den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge. Leipzig 1875.

— Über die Vererbung, 1883 (abgedruckt in Aufsätze über Vererbung, 1892 A).

— Die Kontinuität des Keimplasmas, 1885 (Aufs. über Vererb., 1892 A).

— Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektionstheorie, 1886 (Aufs. über Vererb., 1892 A).

— Vermeintliche botanische Beweise für eine Vererbung erworbener Eigenschaften, 1888 (Aufs. über Vererb., 1892 A).

— Über die Hypothese einer Vererbung von Verletzungen, 1889 (Aufs. über Vererb., 1892 A).

— Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen. Jena 1892 A.

— Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892 B.

— Die Allmacht der Naturzüchtung. Eine Erwiderung an Herbert Spencer. Jena 1893.

— Äußere Einflüsse als Entwicklungsreize (Romanes-Lecture). Jena 1894 A.

— Neue Gedanken zur Vererbungsfrage. Eine Antwort an Herbert Spencer. Jena 1894 B.

— Neue Versuche zum Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge. Jena 1895.

— Über Germinalselektion. Jena 1896.

— Vorträge über Deszendenztheorie. Jena 1902, zweite Aufl. 1904.

— Semons „Mneme“ und die „Vererbung erworbener Eigenschaften“. Arch. f. Rassen- und Gesellschaftsbiol., 3. Jahrg., 1906.

— Die Selektionstheorie. Eine Untersuchung. Jena 1909.

C. Westphal, Über künstliche Erzeugung von Epilepsie bei Meerschweinchen. Berliner klin. Wochenschr., 8. Jahrg., 1871.

R. v. Wettstein, Über direkte Anpassung. Vortrag gehalten in d. kais. Akad. d. Wissensch. 28. Mai 1902. Wien 1902.

— Der Neo-Lamarckismus und seine Beziehungen zum Darwinismus. Jena 1903.

N. Wille, Über die Schübeler'schen Anschauungen in betreff der Veränderungen der Pflanzen in nördlichen Breiten. Biol. Centralbl., 25. Bd., 1905.

F. Wolf, Über Modifikationen und experimentell ausgelöste Mutationen von Bacillus prodigiosus und anderen Schizomyzeten. Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre, 2. Bd., 1909.

R. Woltereck, Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderungen, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphnoiden. Verhandl. d. zool. Ges. (19. Jahresvers.). Leipzig 1909.

— Über Veränderung d. Sexualität bei Daphniden. Internat. Revue d. ges Hydrobiologie u. Hydrogeographie. 4. Bd., 1911 A.

R. WOLTERECK, Beitrag zur Analyse der „Vererbung erworbener Eigenschaften“: Transmutation und Praeinduktion bei Daphnia. Verhandl. d. zoolog. Ges. (20. Jahresvers.). Leipzig 1911 B.

E. ZEDERBAUER, Versuche über Vererbung erworbener Eigenschaften bei Capsella bursa pastoris. Österreichische Botanische Zeitschrift, 58. Jahrg., 1908.

E. ZIEGLER, Können erworbene pathologische Eigenschaften vererbt werden, und wie entstehen erbliche Krankheiten und Mißbildungen? ZIEGLERS Beitr. z. pathol. Anat. und Physiol., 1. Bd., 1886.

— Die neuesten Arbeiten über Vererbung und Abstammungslehre und ihre Bedeutung für die Pathologie. Ebenda, 4. Bd., 1889.

H. E. ZIEGLER, Die Vererbungslehre in der Biologie. Jena 1905.

— Die Streitfrage der Vererbungslehre (Lamarckismus oder Weismannismus.) Naturw. Wochenschr., N. F., 9. Bd., Nr. 13, 1910.

Sachregister.

Autorenregister.


PRINCETON UNIVERSITY LIBRARY
PAIR>
32101 036038691

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.